

**ELEKTROPHYSIOLOGISCHE CHARAKTERISIERUNG
DER OCELLEN
VON APIS MELLIFERA UND CATAGLYPHIS BICOLOR**

mit vergleichenden Untersuchungen
an anderen Insekten,
insbesondere Hymenopteren

INAUGURAL-DISSERTATION

zur
Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der

PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II
der
UNIVERSITÄT ZÜRICH

von
FRANZ XAVER GEISER
von Roggliswil (LU)

Begutachtet von den Herren
Prof. Dr. R. Wehner
Zoologisches Institut der Universität Zürich
und
Prof. Dr. U. Smola
Zoologisches Institut der Universität München

ADAG, Administration & Druck AG

Zürich ~~1985~~

1986

**ELEKTROPHYSIOLOGISCHE CHARAKTERISIERUNG
DER OCELLEN
VON APIS MELLIFERA UND CATAGLYPHIS BICOLOR**

**mit vergleichenden Untersuchungen
an anderen Insekten,
insbesondere Hymenopteren**

INAUGURAL-DISSERTATION

**zur
Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der**

**PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II
der
UNIVERSITÄT ZÜRICH**

**von
FRANZ XAVER GEISER
von Roggliswil (LU)**

**Begutachtet von den Herren
Prof. Dr. R. Wehner
Zoologisches Institut der Universität Zürich
und
Prof. Dr. U. Smola
Zoologisches Institut der Universität München**

ADAG, Administration & Druck AG

Zürich 1985

Für Annette und Michael

"Kurz und gut, die Ocellen müssen eine Existenzberechtigung haben und ihre Besitzer müssen sich auf ihre Anwendung verstehen."

Auguste Forel

Ich möchte mich herzlich bedanken bei

Herrn Prof. R. Wehner für das ausgezeichnete Arbeitsklima, für die einfühlsame Lenkung, für die anregenden Gespräche am Mittagstisch, für das Verständnis, das er mir in allen Belangen entgegenbrachte - kurz dafür, dass er mir ein Doktorvater im besten Sinne des Wortes war.

Herrn Dr. Thomas Labhart für die ungezählten fachlichen Ratschläge, für die kameradschaftliche Laborgemeinschaft und für seine Geduld, die ich ausgiebig strapaziert habe.

Meiner Frau Annette, ohne die diese Arbeit nicht zustande gekommen wäre.

Meinen Arbeitskollegen, die mir zeigten, dass eine Gemeinschaft von Wissenschaftlern ohne Konkurrenzdenken möglich ist.

Herrn Robert Sulzer, dem Feinmechaniker, der meine Wünsche stets mit Präzision erledigte sowie bei seinem Kollegen in München, Herrn Zschka, der die Perimeterapparatur gebaut hat.

I N H A L T S V E R Z E I C H N I S

I	EINLEITUNG	8
1	Vorkommen	8
2	Anatomie und Optik	9
3	Elektrophysiologie	12
3.1	Elektroretinogramm (ERG)	12
3.2	Intrazelluläre Ableitungen: Rezeptoren	14
3.3	Intrazelluläre Ableitungen: Sekundärneuronen	15
3.4	Interneuronen höherer Ordnung	17
3.5	Die inverse Purkinjeverschiebung	18
4	Zielsetzung der Arbeit	19
II	MATERIAL UND METHODEN	21
1	Reizapparatur	21
2	Elektroden	26
3	Ableitung	26
4	Versuchstiere	27
5	Präparation	27
6	Messvorgang	29
7	Auswertung	30
8	Zur Terminologie	31
III	ERGEBNISSE	32
1	Potentialformen	32
1.1	Potentialform im Elektroretinogramm (ERG)	33

1.2	Potentialform bei intrazellulären Messungen an Rezeptoren	35
1.3	Potentialform bei intrazellulären Ableitungen im Ocellennerv der Honigbiene	38
2	Intensitätskennlinien	40
2.1	Intensitätskennlinien der ERG-Messungen	40
2.2	Intensitätskennlinien der Rezeptorantworten	42
2.3	Intensitätskennlinien der Sekundärneuronen	46
3	Spektralempfindlichkeit	48
3.1	Spektralempfindlichkeit im ERG	48
3.2	Spektralempfindlichkeit der Rezeptoren	49
3.3	Spektralempfindlichkeit der Sekundärneuronen	62
4	Polarisationsempfindlichkeit	63
4.1	Polarisationsempfindlichkeit im ERG	63
4.2	Polarisationsempfindlichkeit der Rezeptoren	64
4.3	Polarisationsempfindlichkeit der Sekundärneuronen	64
5	Sehfelder	71
5.1	Sehfelder aus ERG-Messungen	71
5.2	Sehfelder der Rezeptoren	92
5.3	Sehfelder der Sekundärneuronen	99
IV	DISKUSSION	100
1	Potentialformen	100
1.1	Potentialformen im ERG	100
1.2	Potentialformen der Rezeptoren	101
1.3	Potentialformen bei den intrazellulären Ableitungen im Ocellennerv der Honigbiene	101
1.4	Hinweise auf die Ocellenfunktion	102

2	Intensitätskennlinien	104
3	Spektralempfindlichkeit	106
3.1	Spektralempfindlichkeit im ERG	106
3.2	Spektralempfindlichkeit der Rezeptoren	110
3.3	Spektralempfindlichkeit der Sekundärneuronen	111
3.4	Rezeptortypen und phylogenetische Entwicklung	111
3.5	Hinweise auf die Ocellenfunktion	113
4	Polarisationsempfindlichkeit	114
4.1	Polarisationsempfindlichkeit der Rezeptoren	114
4.2	Polarisationsempfindlichkeit der Sekundärneuronen	115
5	Sehfelder	117
5.1	Sehfelder aus ERG-Messungen	117
5.2	Sehfelder der Rezeptoren	118
5.3	Sehfelder der Sekundärneuronen	121
5.4	Vergleich der Sehfelder aus ERG und intrazellulären Ableitungen	122
6	Diskussion der Befunde im Lichte von drei Hypothesen zur Ocellenfunktion	124
6.1	Die Ocellen als Organe für das Sehen bei niedrigen Lichtintensitäten	124
6.2	Die Ocellen als Hilfsmittel für die Polarisationsmusterorientierung	127
6.3	Die Ocellen als Horizontdektoren zur Kontrolle der Körperhaltung im Flug	130
7	Versuch zur Eingrenzung des adäquaten Reizes	136
V	ZUSAMMENFASSUNG	138
VI	LITERATUR	141

I E I N L E I T U N G

Neben den Komplexaugen, die bei Insekten oft einen grossen Teil der Kopfoberfläche einnehmen, wirken die Ocellen auf den ersten Blick unscheinbar und primitiv. Es drängt sich deshalb die Frage auf, welche funktionelle Bedeutung diesen kleinen, fast punktförmigen Stirnagen denn noch bleibt, wenn sie doch von den Hauptaugen in fast jeder Hinsicht übertroffen werden. Sind die Ocellen Relikte eines phylogenetisch älteren Sehsystems, oder erfüllen sie noch heute Aufgaben, für die sie besser geeignet sind als die Komplexaugen?

Seit REAUMUR, der 1741 die ersten Uebermalungsexperimente an Bienenocellen durchführte, hat man sich immer wieder mit dieser Frage beschäftigt. Doch erst in jüngster Zeit ist es mit Hilfe neuer Techniken gelungen, konkrete Ansatzpunkte für eine mögliche Lösung zu finden.

1 Vorkommen

Obwohl nicht alle adulten Insekten über Ocellen verfügen, gibt es doch in fast jeder Insektenordnung mindestens einige Arten, die mit diesen Sinnesorganen ausgerüstet sind. Dabei bestehen aber zwischen den Ordnungen beträchtliche Unterschiede: So ist es beispielsweise auffallend und bis heute nicht hinreichend erklärt, dass die meisten Coleopteren ocellenlos sind, während bei den Hymenopteren fast jede Art über Stirnagen verfügt.

Schon die frühen Autoren (KOLBE, 1893; LINK, 1909) hatten

festgestellt, dass gutfliegende Insekten im allgemeinen besser ausgebildete Ocellen besitzen als schlecht oder gar nicht fliegende Arten.

KALMUS (1945) versuchte, diese qualitativen Aussagen durch Vergleiche zwischen verschiedenen Insektenordnungen zu quantifizieren. Obwohl dieser Ansatz nicht zu statistisch signifikanten Ergebnissen führte, zeigte sich doch eine deutliche Tendenz dahin, dass die Tiere geflügelter Ordnungen Ocellen besitzen, während dies bei Ordnungen mit durchwegs ungeflügelten Tieren nicht der Fall ist.

Unter den sekundär flügellosen Insekten sind die Mutilliden zu erwähnen, deren geflügelte Männchen, nicht aber deren ungeflügelte Weibchen über Ocellen verfügen. Ähnliche Verhältnisse treffen wir auch bei geflügelten und ungeflügelten Generationen von Blattläusen (HESSE und DOFLEIN, 1910) sowie bei fliegenden bzw. flügellosen Geschlechtstieren gewisser Ameisenarten an (CAESAR, 1913). UVAROV (1966) schliesslich beschreibt die Ocellen von Heuschrecken als "immer vorhanden und gut entwickelt bei starken Fliegern, aber kleiner und sogar klar nicht-funktional bei kleinflügeligen oder flügellosen Arten...".

2 Anatomie und Optik

Bei allen bekannten Ocellen handelt es sich - im Gegensatz zu den Komplexaugen - um Ein-Linsen-Systeme. Nach GOODMAN (1981) variiert die Form der Linse stark von Art zu Art. Bei Schaben ist sie wenig mehr als eine dünne, transparente Stelle der

Cuticula, während die meisten anderen Insekten dicke Ocellenlinsen mit plankonvexer, bikonvexer, konkavokonvexer oder fast kugelige Form besitzen.

Die Brennweite der Ocellenlinse wurde bisher bei etwa 20 Insektenarten bestimmt. In allen Fällen befand sich die Bildebene weit hinter den rezeptierenden Strukturen der Retina (HOMANN, 1924; WOLSKY, 1930,1931; PARRY, 1947; CORNWELL, 1955). Die neuesten Ergebnisse stammen von WILSON (1978a). Er untersuchte die Ocellen der Heuschrecke Austracis und fand, dass sie sowohl im dunkel- als auch im helladaptierten Zustand unterfokussiert sind.

Die Zahl der Rezeptoren variiert von einigen Dutzend bis über Tausend. Sie liegen in einer flachen Schale unter der gemeinsamen Linse. Die Rhabdomere einer Zelle können diese ganz umgeben: In diesem Fall ergibt sich im Querschnitt durch die Retina eine netzförmige Rhabdomstruktur (z.B. Boettcherisca peregrina TOH, TOMINAGA und KUWABARA, 1971). Sie können aber auch nur auf einer Seite der Retinulazelle ausgebildet sein, wie etwa bei der Honigbiene TOH und KUWABARA, 1974). Dort bilden je zwei Zellen zusammen ein plattenförmiges Rhabdom. Im Querschnitt erscheinen solche Rhabdomplatten als längliche Strukturen, deren Mikrovilli alle senkrecht zur Längsachse ausgerichtet sind. Die Orientierung aller Rhabdomplatten eines Ocellus kann zufällig sein wie bei der Honigbiene, oder sie kann eine Vorzugsrichtung zeigen wie bei der Erdwespe (KRAL, 1978).

Verschiedene Autoren berichten über Synapsen oder Querverbindungen zwischen Rezeptoren bzw. Rezeptoraxonen. TOH und KUWABARA (1974) erwähnen Verzweigungen von Retinula-Axonen bei der Biene; ähnliche Strukturen finden GOODMAN et al. bei Schistocerca. DOW und EATON (1976) beschreiben "gap-junctions" zwischen Rezeptorzellkörpern.

Die Rezeptoraxone werden im Ocellennerv auf zwei Typen von Sekundärneuronen verschaltet. Bei der Honigbiene sind es acht Grosse Sekundärneuronen (L-Neuronen) - mit einem Durchmesser von ca. 10 Mikrometern - und einige Dutzend S-Neuronen, mit 3 Mikrometern Durchmesser (TOH und KUWABARA, 1974). Da die Retina mehrere hundert Rezeptoren enthält, ergibt dies im Falle der Grossen Sekundärneuronen eine Konvergenz von etwa 100:1.

Bei Apis stellt mindestens ein Teil der Grossen Sekundärneuronen eine direkte Verbindung zwischen Rezeptoren und Thorakalganglien her (PAN und GOODMAN, 1977), während bei Schistocerca eine Synapse dazwischengeschaltet ist (GOODMAN, MOBBS und GUY, 1977). Allen untersuchten Arten gemeinsam ist eine ausgeprägte Arborisation der Grossen Sekundärneuronen im Protocerebrum - ein einer Region, in die auch Projektionen aus den Komplexaugen münden. (GOODMAN, 1981).

Auf die S-Neuronen soll hier nicht weiter eingegangen werden, da sie in die vorliegenden Untersuchungen nicht einbezogen wurden.

3 Elektrophysiologie

Seit in den späten fünfziger Jahren RUCK und GOLDSMITH erstmals die Technik des Elektoretinogramms (ERG) auf die Ocellen anwendeten, ist die Bedeutung der Elektrophysiologie in der Erforschung dieser Sinnesorgane ständig gestiegen. Intrazellulären Ableitungen aus den Rezeptoren folgten analoge Untersuchungen an Sekundärneuronen, und heute ist man daran, die kompletten Schaltkreise bis hin zu den Effektoren aufzuklären. Obwohl schon eine ganze Reihe von Insektenarten untersucht worden sind, zeigen die elektrophysiologischen Daten nur geringe zwischenartliche Variationen. Das lässt vermuten, dass die Ocellen aller Insekten die gleiche oder mindestens eine ähnliche Funktion haben.

3.1 Elektoretinogramm (ERG)

Pioniere der ERG-Untersuchungen an Ocellen waren GOLDSMITH und RUCK (GOLDSMITH und RUCK, 1958; RUCK, 1957, 1958a,b,c, 1965 und 1966). RUCK gelang es, die zusammengesetzte ERG-Antwort in vier Komponenten aufzugliedern und deren Ursprung in den Photorezeptoren und Sekundärneuronen zu lokalisieren. Diese Komponenten sind: (1) ein depolarisierendes Rezeptorpotential der Retinulazellen, das sich in einem Cornea-negativen Signal manifestiert; (2) eine depolarisierende Antwort der Rezeptorzellaxone; (3) ein hyperpolarisierendes postsynaptisches Potential, das als Cornea-positiver Ausschlag registriert wird und (4) afferente, von den Sekundärneuronen ausgehende Nervenimpulse. PATTERSON und GOODMAN (1975) wiederholten RUCK's Experimente mit verbes-

serter Ausrüstung und Methodik und konnten seine Komponenten (1), (3) und (4) bestätigen. Komponente (2) entlarvten sie als Artefakt - mindestens bei den von ihnen untersuchten Heuschrecken (Schistocerca).

Ein Vergleich der ERG's von Komplexaugen und Ocellen bei vier Insektenarten (RUCK, 1958b) zeigte, dass die Flickerfusionsfrequenz der beiden Augentypen innerhalb einer Art vergleichbar ist, während zwischenartlich bezüglich dieses Parameters erhebliche Unterschiede bestehen. Dieser Befund spricht gegen die Eignung der Ocellen zur Analyse hochfrequenter Lichtsignale.

Die grösste Bedeutung der ERG-Studien liegt wohl darin, dass diese erstmals konkrete Anhaltspunkte zur Spektralempfindlichkeit der Ocellen bei einer Reihe von Arten vermitteln konnten. Im wesentlichen wurden drei Typen von Spektralkurven gefunden:

- UV-empfindliche Ocellen besitzen die Fliegen Calliphara (KIRSCHFELD und LUTZ, 1977) und Drosophila (HU, REICHERT und STARK, 1978) sowie die Wanze Oncopeltus STUSEK und GOGALA, 1971).
- Zweigipflig UV-/grün-empfindlich sind die Ocellen der Honigbiene (GOLDSMITH und RUCK, 1958), verschiedener Libellen (RUCK, 1965), der Mantide Tenodera (SONTAG, 1971) sowie der Lepidopteren Trichoplusia (EATON, 1976) und Manduca (PAPPAS und EATON, 1977).
- Vorwiegend grün-empfindlich sind die Ocellen von Periplaneta und Blaberus (GOLDSMITH und RUCK, 1958), der höhlen-

bewohnenden Heuschrecke Troglophilus (GOGALA, 1966) und von Acheta, der Hausgrille (LALL, 1979).

Zur Richtungsempfindlichkeit der Ocellen (Sehfelder) liegen kaum ERG-Daten vor, obwohl sich diese Methode durchaus zur Abschätzung des Gesamtsehfeldes eines Ocellus eignen dürfte (vergl. Kap. 5).

3.2 Intrazelluläre Ableitungen: Rezeptoren

Schon die ERG-Studien RUCKS liessen vermuten, dass ocelläre Rezeptoren auf Lichtreize mit einer phasisch-tonischen Depolarisation antworten. Intrazelluläre Ableitungen mit elektrolytgefüllten Glaselektroden bestätigten diese Vermutung. Solche Untersuchungen liegen von folgenden Versuchstieren vor: Libellen (CHAPPELL und DOWLING, 1972; CHAPPELL und DeVOE, 1975), Heuschrecken (PATTERSON und GOODMAN, 1974), Drosophila (LABHART, 1977), Ameisen (Cataglyphis: MOTE und WEHNER, 1980) und Honigbienen (LABHART, 1978). Alle diese Arbeiten zeigen, dass sich die Rezeptorantworten nicht wesentlich von denjenigen im Komplexauge unterscheiden: Einem depolarisierenden, gradierten "on-transient", dem in einigen Fällen ein schneller "spike" vorausgeht, folgt ein ebenfalls depolarisierendes Plateau und - selten - ein kleines hyperpolarisierendes "off"-signal. Zwischenartlich lassen sich Unterschiede in der Anstiegssteilheit des "on-transient" und im relativen Gewicht des phasischen und tonischen Anteils feststellen. Doch im wesentlichen fügen sich alle Resultate ins gleiche Schema ein.

CHAPPELL UND DeVOE (1975) finden bei drei Libellenarten Rezeptoren mit einer zweigipfligen Spektralcharakteristik. Die Maxima liegen bei 360 nm und 500 nm. Bei Anax erscheint noch ein dritter Gipfel bei 440 nm. Bemerkenswerterweise finden die Autoren unterschiedlich steile Intensitätskennlinien im UV- und Grün-Bereich (vergl. Abschnitt 3.5: inverse Purkinjeverchiebung). LABHART (1978) findet bei der Honigbiene zwei verschiedene Rezeptortypen mit maximaler Empfindlichkeit im UV- bzw. im Grün-Bereich. Dieses Resultat passt gut zu der zweigipfligen ERG-Kurve von GOLDSMITH und RUCK (1958).

Durch die Eliminierung aller Aktionspotentiale mit Hilfe von Tetrodotoxin gelingt es CHAPPELL und DOWLING (1972) nachzuweisen, dass die Signalübermittlung in den Rezeptoraxonen bis zur ersten Synapse auf graduierten Potentialen beruhen muss.

MOTE und WEHNER (1980) finden bei Cataglyphis polarisationsempfindliche UV-Rezeptoren (PS um 4).

Keine Untersuchungen liegen bisher über die Sehfelder der ocellären Rezeptoren vor.

3.3 Intrazelluläre Ableitungen: Sekundärneuronen

Intrazelluläre Ableitungen von Grossen Sekundärneuronen wurden bisher bei Libellen (CHAPPELL und DOWLING, 1972; MOBBS, GOODMAN und CHAPPELL, 1981), bei Heuschrecken (PATTERSON und GOODMAN, 1974; WILSON, 1978a,b,c) bei Schaben (MIZUNAMI et al., 1982) und bei Honigbienen (GUY, GOODMAN und MOBBS, 1979; MILDE, 1981, 1984) gemacht. Alle Arbeiten beschreiben die Potentialform als

Dreikomponenten-Antwort, bestehend aus einem hyperpolarisierenden "on-transient", einem ebenfalls hyperpolarisierenden Plateau und einem meist depolarisierenden "off"-Signal.

Nach MOBBS et al. (1981) erzeugen die L-Neuronen bei Libellen ausschliesslich graduierte Potentiale. Die Autoren klassifizieren verschiedene Zellen, in denen sie Aktionspotentiale registrierten, aufgrund von Farbstoff-Injektionen als S-Neuronen. Nach den Untersuchungen von MILDE (1981) erzeugen aber auch L-Neuronen unter bestimmten Bedingungen Aktionspotentiale.

Angaben zur Spektralempfindlichkeit der L-Neuronen besitzen wir von Locusta (WILSON, 1978a), von verschiedenen Libellen (MOBBS et al. 1981) und von Honigbienen (MILDE, 1984). In allen Fällen zeigen die Spektralkurven zwei Maxima im UV- und im Blaugrün-Bereich. Während bei Locusta der UV-Gipfel deutlich dominiert, sind die Maxima bei der Biene etwa gleich hoch. Bei den Libellen hängt die relative Höhe der beiden Maxima von der Lichtintensität ab (MOBBS et al., 1981). Dieses Phänomen, von den Autoren "inverse Purkinjeverchiebung" genannt, wird in einem gesonderten Abschnitt besprochen (3.5), weil es nicht nur bei L-Neuronen auftritt.

Sehfelder von L-Neuronen der Heuschrecke beschreibt WILSON (1978a). Danach fällt die Form der Winkelempfindlichkeitskurve von Zelle zu Zelle sehr unterschiedlich aus, aber immer "ungefähr dreieckig". Die horizontale Ausdehnung der Sehfelder erstreckt sich über etwa 160 Grad, die Halbwertsbreite beträgt 80 Grad.

Keine Resultate liegen bisher zur Reaktion der L-Neuronen auf polarisiertes Licht vor; doch geht man davon aus, dass eine eventuelle Polarisationsempfindlichkeit der Rezeptoren durch die anatomisch und physiologisch gefundene starke Konvergenz bei der Verschaltung auf die L-Neuronen ausgemittelt würde (vergl. Abschnitt 2).

3.4 Interneuronen höherer Ordnung

Eine Zusammenfassung der Literatur über die Physiologie der ocellären Interneuronen gibt GOODMAN (1981). Hier sei nur auf die Arbeiten zweier Autoren hingewiesen, die für die Diskussion zur Funktion der Ocellen von besonderer Relevanz sind:

KONDO (1978) fand im Ocellennerv von Libellen grosse efferente Fasern, die durch Beleuchtung der Komplexaugen und durch Flügelschlagen aktiviert werden. Durch elektrische Stimulation der Propriozeptoren an der Flügelbasis konnten diese Fasern ebenfalls aktiviert werden.

SIMMONS (1980a,b) fand im Bauchmark von Schistocerca Interneuronen, die direkt durch einen Luftstrom gegen die Vorderseite des Kopfes oder durch Beleuchtung des mittleren Ocellus aktiviert werden konnten. Diese Interneuronen waren ihrerseits mit Motoneuronen des Flugkontrollsystems verschaltet. Dies ist die erste lückenlose Dokumentation einer Neuronenkette von den Ocellen zu einem Effektororgan.

3.5 Die inverse Purkinjeverchiebung

Der Ausdruck "inverse Purkinjeverchiebung" steht für den Befund, dass die Intensitätskennlinien im UV-Bereich steiler verlaufen als diejenigen im grünen Spektralbereich. CHAPPELL und DeVOE (1975) fanden solche Verhältnisse bei den ocellären Rezeptoren dreier Libellenarten. MOBBS et al. (1981) berichten vom gleichen Phänomen bei L-Neuronen; auch sie arbeiteten mit Libellen, wenn auch z.T. mit anderen Arten. STANGE (1981) konnte eine inverse Purkinjeverchiebung bei der Libelle Hemicordulia mit Verhaltensversuchen nachweisen (vergl. auch IV, Abschnitt 6.3).

Die inverse Purkinjeverchiebung bringt es mit sich, dass sich die unterschiedlich steilen Intensitätskennlinien der genannten Spektralbereiche bei einer bestimmten Lichtintensität überkreuzen. Für die Libelle bedeutet dies, dass ihre Ocellen bei hoher Lichtintensität (tagsüber?) besonders sensitiv im Ultraviolett-Bereich sind, während bei niederen Strahlungsdichten (in der Dämmerung?) die Empfindlichkeit im Grün-Bereich überwiegt (Folgerungen daraus für die Funktion der Ocellen: vergl. IV, Abschnitt 6.3).

WILSON (1978a) fand bei Locusta parallele Intensitätskennlinien im UV- und im Grün-Bereich (L-Neuronen), ebenso LABHART (1978) bei den Rezeptoren der Honigbiene. Es ist deshalb nicht auszuschliessen, dass es sich bei der inversen Purkinjeverchiebung um eine Spezialität der Libellen handelt.

4 Zielsetzung der Arbeit

Trotz grossen Fortschritten in den letzten Jahren blieben gerade die elektrophysiologischen Kenntnisse über die Ocellen in doppelter Hinsicht fragmentarisch:

Zum einen wurden die meisten Arbeiten an einigen wenigen Arten durchgeführt (Heuschrecken, Libellen, Bienen). Dabei besteht die Gefahr, dass einzelne Besonderheiten dieser "Modelltiere" als allgemeine Charakteristika aller Ocellen missverstanden werden. Durch die vergleichende Untersuchung eines grösseren Artenspektrums könnten die invariablen Grundeigenschaften aller Ocellensysteme - sofern es solche gibt - besser von den Spezialitäten einzelner Formen geschieden werden. Ausserdem böte sich durch ein solches Vorgehen die Chance, die individuelle Lebensweise der untersuchten Arten mit den Spezifikationen ihres Ocellensystems zu korrelieren.

Die zweite Lücke in der elektrophysiologischen Literatur über die Ocellen betrifft die Anzahl der untersuchten Parameter: Viele Autoren haben sich in ihren Arbeiten auf die Potentialform, auf die Spektralempfindlichkeit oder auf andere Einzelaspekte beschränkt. Fast nie wurden die Sehfelder oder die Polarisationsempfindlichkeit berücksichtigt. So fällt es auch heute noch - selbst bei gut untersuchten Arten - schwer, sich anhand der Literatur ein zusammenhängendes Bild von allen Leistungen eines Ocellensystems zu verschaffen.

In der vorliegenden Arbeit wird durch zwei verschiedene Ansätze versucht, diese Wissenslücken zu verkleinern:

Einerseits wurden mit Hilfe der schnellen und einfachen ERG-Technik die wichtigsten sinnesphysiologischen Parameter (Potentialform, Intensitätskennlinien, Spektralempfindlichkeit, Polarisationsempfindlichkeit und Sehfelder) der Gesamtozellen bei einer grösseren Anzahl Insekten durchgemessen.

Andererseits wurden die gleichen Parameter mit intrazellulären Messungen an Rezeptoren und Sekundärneuronen bestimmt. Die Tatsache, dass intrazelluläre Messungen bedeutend aufwendiger sind als das ERG, erforderten hier allerdings eine Beschränkung auf zwei Versuchstiere, die im Hause in genügender Anzahl zur Verfügung standen, nämlich die Honigbiene (Apis mellifera) und die Wüstenameise Cataglyphis bicolor.

Im Lichte der neu gewonnenen Daten werden anschliessend die wichtigsten Hypothesen zur Ocellenfunktion diskutiert.

I I M A T E R I A L U N D M E T H O D E N

Die benützte elektrophysiologische Apparatur (Abb. 1) erlaubte sowohl extrazelluläre (ERG) als auch intrazelluläre Messungen.

1 Reizapparatur

Als Lichtquelle diente eine 450W-Xenonlampe (Osram XBO W1). Folgende Reizparameter konnten variiert werden:

- Die Lichtintensität mit Hilfe von 6 Quarz-Neutralfiltern (Balzers; nominale Transmissionen: 50%, 20%, 10%, 10%, 10%, 10%) in Schritten von ca. 0,3 log-Einheiten über einen Bereich von 5 log-Einheiten.

Die effektiven Transmissionswerte der 6 Quarzfilter und ihre Abhängigkeit von der Wellenlänge wurde mit einem Spektralphotometer bestimmt und bei der Auswertung der Resultate berücksichtigt. Die Filter konnten mit Hilfe einer Schwenkvorrichtung einzeln in den Strahlengang gebracht werden. Sie standen dort etwas schräg, um das Auftreten unkontrollierbarer Effekte als Folge von Mehrfachspiegelungen zu verhindern.

- Die Wellenlänge des Reizlichtes mit Hilfe von 18 Interferenzfiltern (Balzers) im Bereich von 332 nm - 624 nm (332, 340, 347, 359, 364, 386, 406, 435, 445, 460, 482, 506, 517, 532, 546, 571, 596, 624 nm). Die Filter waren auf einem motorgetriebenen Filterrad montiert und konnten vom Arbeitsplatz des Experimentators aus ferngesteuert in den

Strahlengang gebracht werden.

Die einzelnen Farbfilter wurden zunächst durch zusätzliche Neutralfilter so gegeneinander abgeglichen, dass sich für alle Wellenlängen quantengleiches Licht ergab ($\pm 8\%$). Die dazu nötigen Lichtmessungen wurden mit einem geeichten Selenelement (12 x 12 mm) durchgeführt. Die Lichtmessungen wurden durchschnittlich alle 3 Monate wiederholt, um alterungsbedingte Veränderungen im Emissionsspektrum der Xenonlampe korrigieren zu können. Die Spektrallichter wurden jeweils neu abgeglichen, wenn die Lichtmessungen eine Abweichung von mehr als 8% von der Quantengleichheit ergaben.

- Die Richtung des e - Vektors mit Hilfe eines einschwenkbaren Polarisationsfilters (HNP'B, Polaroid Co.). Bei den Messungen wurde der Polarisationsfilter in Schritten von 18 Grad gedreht.
- Die Einfallsrichtung des Reizlichtes mit Hilfe einer Perimeterapparatur (Bau: T. Zaskha, München), bestehend aus einem ringförmigen Fuss, in dessen Lumen die mechanisch entkoppelte Plattform für die Befestigung des Versuchstieres stand, sowie einem in zwei Richtungen schwenkbaren Hebelarm, an dessen Ende das Lichtleiterende der Reizapparatur montiert war.

Das Auge des Versuchstieres befand sich im Zentrum der Perimeterapparatur. Das Reizlicht konnte mit Hilfe des

Hebelarmes auf einer gedachten Kugeloberfläche um das Tier in folgender Art geführt werden:

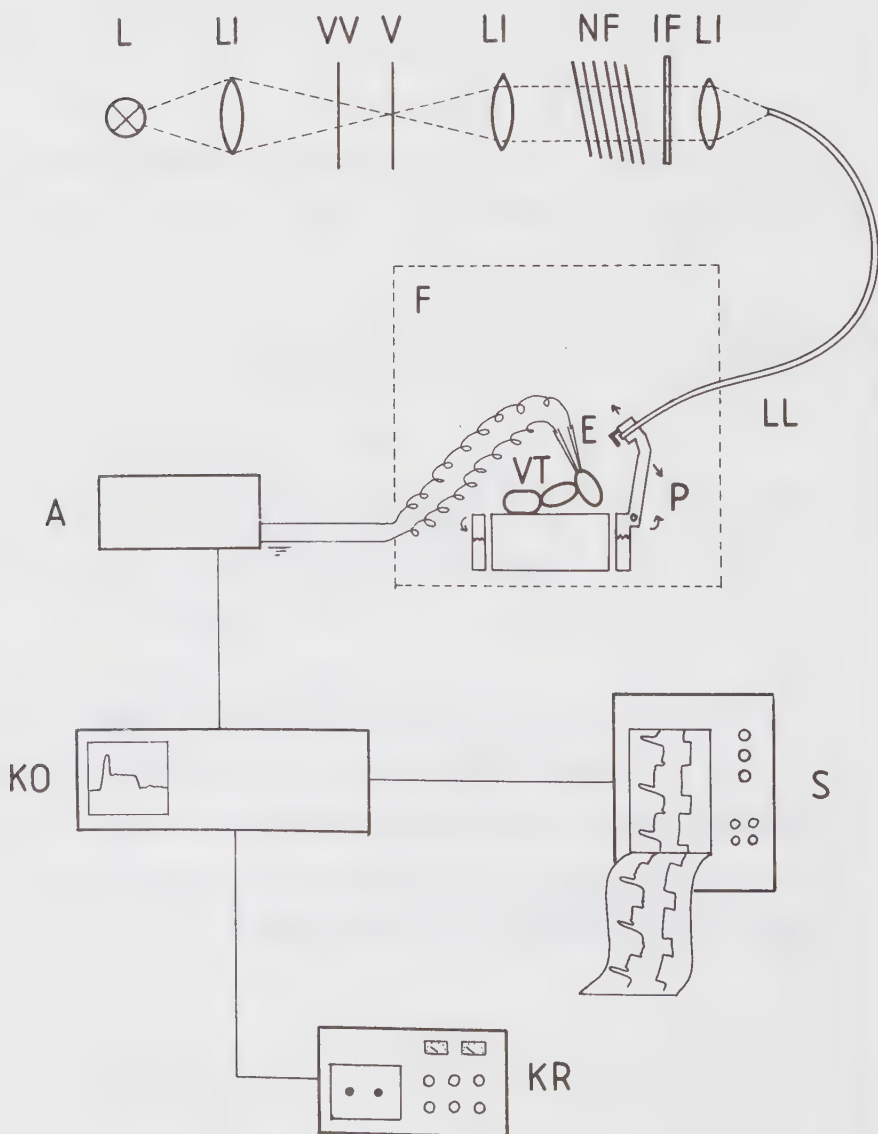
1. In "x-Richtung": entsprechend einer Bewegung entlang gedachter Breitenkreise (im Text auch als "Horizontalscan" bezeichnet).
2. In "y-Richtung": entsprechend einer Bewegung entlang gedachter Längenkreise (im Text auch als "Vertikalscan" bezeichnet).

Das Ausmessen der Sehfelder erfolgte in Schritten von 2, 4 oder 5 Grad, abhängig von der Sehfeldgrösse und -struktur.

- Die Dauer des (Rechteck-) Reizes: Die Reizdauer betrug in den meisten Fällen 80 ms, für einige Spezialzwecke (Platteaumessungen, Beurteilen der Potentialform) auch 300 ms und 500 ms. Der verwendete Verschluss (Vincent Associates) erlaubte Verschlusszeiten von 1 ms bis unendlich.
- Die Reizfolge: Die Pausen zwischen den einzelnen Lichtblitzen betrugen 12 s, bei hohen Reizintensitäten 20 s. Durch ein solches Reizprogramm konnte die Adaptation in vertretbaren Grenzen gehalten werden.
- Die Ausdehnung des Reizlichtes vom Versuchstier aus gesehen betrug bei allen Experimenten 1 Grad.

Abb. 1:

VEREINFACHTES SCHEMA DER VERSUCHSAPPARATUR



Legende zu Abb. 1

- E Lichtquelle: 450 W Xenonlampe
- LI Quarzglas - Linsen
- VV Vorverschluss
- V Verschluss
- NF Quarzglas - Neutralfilter
- IF Interferenzfilter in Filterrad
- LL Flexibler Lichtleiter, an einem Ende in der Perimeterapparat-
ratur befestigt; davor: Polarisationsfilter
- P Perimeterapparatur mit zweidimensional schwenkbarem Arm
- VT Versuchstier, im Zentrum der Perimeterapparatur mit Wachs
befestigt und immobilisiert (aus Gründen der Anschaulich-
keit im Schema um einen Faktor 10 zu gross dargestellt).
- E Elektroden: Differente Elektrode mit Vorverstärker sowie
geerdete Referenzelektrode
- F Faraday - Käfig zur Abschirmung elektrischer Störungen
- A Verstärker
- KO Kathodenstrahl - Oszillograph
- S Papierschreiber
- KR FM - Kassettenrecorder

2 Elektroden

Differente und indifferente Elektroden für die ERG-Ableitungen bestanden aus elektrolytisch zugespitzten, stählernen Insektennadeln (Typ 000).

Für die intrazellulären Messungen fanden mit 2 M KCl gefüllte Glasmikropipetten Verwendung. Auf einem japanischen Takahashi-Puller (Livingston-Typ) gezogen, hatten sie Spitzendurchmesser um 0,1 Mikrometer (nach Scanning-EM Bildern). Als Referenzelektrode diente ein mechanisch zugespitzter Platindraht.

Der Elektrodenvorschub erfolgte mit Hilfe einer hydraulischen Vorrichtung (Narishige, Japan), die es erlaubte, die Elektrode in kleinsten Schritten von minimal 1 Mikrometer voranzutreiben.

3 Ableitung

Die Leistung des biologischen Signals wurde mit Hilfe eines FET-Verstärkers (WPI) vorverstärkt (Impedanzwandlung) und gelangte durch abgeschirmte Koaxialkabel zum Oszillographen (Tektronix). Der verwendete Oszillographenschirm erlaubte es, das Signalbild kurzzeitig zu speichern, so dass es mit einer Polaroidkamera fotografiert werden konnte.

Die Datenaufzeichnung erfolgte wahlweise auf einem Papierschreiber (Hewlett-Packard 7402A) mit einer Bandbreite von 0 - 50 Hz und/oder auf einem FM - Kassettengerät (Philips Minilog 4; Bandbreite 0 - 2500 Hz).

4 Versuchstiere

Extrazelluläre Experimente (ERG) wurden an folgenden Insektenarten ausgeführt: Potamanthus luteus (Ephemeroptera), Syrphus sp. und Calliphora erythrocephala (Diptera), Panorpa sp. (Mecoptera), sowie an den Hymenopteren Urocerus gigas, Tenthredo arcuatus, Ichneumoninae sp., Ophion luteus, Cataglyphis bicolor, Camponotus ligniperda, Lasius niger, Polistes gallicus, Paravespula germanica, Vespa crabro, Macropis sp., Halictus sp., Bombus agrorum, Bombus terrestris und Apis mellifera.

Intrazelluläre Messungen an Rezeptorzellen wurden an der Honigbiene (Apis mellifera) und an der Wüstenameise (Cataglyphis bicolor), intrazelluläre Ableitungen an Sekundärneuronen hingegen nur an der Honigbiene ausgeführt.

Die verwendeten Honigbienen und Wüstenameisen stammten aus institutseigenen Zuchten. Alle anderen Tiere wurden in der näheren und weiteren Umgebung von Zürich gefangen. Sie wurden meist sofort, spätestens aber zwei Tage nach dem Fang verwendet.

5 Präparation

Vor der Präparation wurden die Tiere durch Kühlung (ca. 10 min bei 4 Grad Celsius) beruhigt und mit Wachs so auf einer Halterung befestigt, dass sie immobilisiert waren. Um die Sauerstoffversorgung des Nervensystems nicht zu gefährden, wurde jedoch darauf geachtet, dass Atembewegungen noch möglich waren. Anschließend wurden die Komplexaugen mit schwarzer Dispersions-

farbe übermalt.

Für die ERG-Experimente war keine weitere Präparation notwendig. Die Tiere wurden im Zentrum der Perimeterapparatur so befestigt, dass der Kopf senkrecht stand (Referenz: Linie von den seitlichen Ocellen zu den Mandibelspitzen) oder sich in natürlicher Fluglage befand (wo diese bekannt war). Die Ableit-elektrode wurde im flachen Winkel von hinten her etwas in den Rand der Ocellenlinse eingestochen. Die Referenzelektrode wurde kontralateral im Bereich zwischen Ocellen und Komplexaugen glaziert.

Die Präparation für die intrazellulären Ableitungen von Rezep-toren verlief nach folgendem Schema: Im Raum zwischen den drei Ocellen wurde neben der zu untersuchenden Ocelle mit einem Rasierklingensplitter ein Stück der Cuticula entfernt. Die nun zugängliche, aber noch von zähen Häuten umgebene Retina wurde mit zwei sehr feinen, elektrolytisch zugespitzten Stahlhaken etwas aufgerissen und die entstandene Wunde sofort mit Vaseline abgedeckt. Durch diese Verletzung konnte die Glaselektrode seitlich in die Retina eingeführt werden (seitlich in Bezug auf die Ausrichtung des Ocellus). Relativ zur Ausrichtung des Tieres wurde die Elektrode wie beim ERG in einem flachen Winkel von hinten herangeführt. Die Referenzelektrode wurde - ebenfalls wie beim ERG - kontralateral zwischen Ocellen und Komplexaugen eingestochen.

Die Präparation für intrazelluläre Ableitungen von Sekundärneu-ronen (bei Bienen) verlief folgendermassen: am Hinterkopf, etwa

auf halber Höhe zwischen Scheitelkante und Hinterhauptsloch wurde ein Stück Cuticula entfernt. Die darunter sichtbaren zähen Häute des Luftsacksystems und die den Ocellennerven umhüllenden Hirnhäute konnten mit dem bereits erwähnten Stahlhäkchen aufgerissen und teilweise entfernt werden. Die nun zugänglichen Neuronen wurden auch hier mit Vaseline abgedeckt.

6 Messvorgang

Bei Messbeginn waren die Versuchstiere 15 - 20 min dunkeladaptiert. Nach der Positionierung der Ableitelektrode am vorgesehenen Ort (extra- oder intrazellulär) wurde die Reizlichtquelle mit Hilfe der Perimeterapparatur im Sehfeldzentrum positioniert. Nach diesem "Grobzentrieren" wurde immer als erstes eine Intensitätskennlinie aufgenommen, und zwar in dem Spektralbereich, in dem das Präparat maximale Antworten zeigte. Anschliessend folgten - alternierend mit weiteren Intensitätskennlinien - Sehfeld-, Spektrallicht-, und e-Vektor-Messungen. Es wurde Wert darauf gelegt, mindestens alle 3 - 5 min eine Intensitätskennlinie durchzumessen. So konnten Empfindlichkeitsänderungen frühzeitig festgestellt und bei der späteren Auswertung berücksichtigt werden.

Gemessen wurde jeweils solange, bis die Antwort des Präparates deutlich schlechter wurde. Wenn immer möglich, wurde das ganze oben beschriebene Messprogramm mehrmals durchgemessen.

7 Auswertung

Spektral- und Polarisationsempfindlichkeit sowie Sehfelder wurden aus den Wirkungsspektren durch Spiegelung an den jeweils unmittelbar vorher gemessenen Intensitätskennlinien ermittelt. Dadurch, dass bei allen Messungen in kurzen Intervallen immer wieder die Intensitätskennlinien ermittelt wurden (Abschnitt 6), konnten Empfindlichkeitsveränderungen während des Messvorganges berücksichtigt werden.

Im Falle der Polarisationsempfindlichkeit wurden jeweils zwei aufeinanderfolgende Antwortminima bzw. -maxima gemittelt und erst diese Mittelwerte für die Empfindlichkeitsberechnung verwendet. Auf diese Weise konnten zufällige Antwortschwankungen weitgehend eliminiert werden.

Wenn bei einer Zelle verschieden steile Intensitätskennlinien auftraten, wurden zur Berechnung der Spektralempfindlichkeit die Kennlinien des Wellenlängenbereiches mit der grössten Antwortamplitude benutzt. Zur Ermittlung der Winkelempfindlichkeiten (Sehfelder) fanden analog die Intensitätskennlinien des Sehfeldzentrums Verwendung, für die PS-Werte diejenigen von $\Phi_{\max}$ (vergl. Abschnitt 8).

Da die Sekundärneuronen der Bienen sehr steile Intensitätskennlinien haben, war das Durchmessen eines ganzen Wirkungsspektrums mit einer einzigen Lichtintensität oft nicht möglich: entweder waren die kleinsten Antworten nicht mehr messbar, oder die höchsten Amplituden befanden sich bereits im Sättigungsbereich. In diesen Fällen wurden zwei Messreihen mit jeweils

unterschiedlicher Lichtintensität durchgemessen. Von beiden wurden für die Empfindlichkeitsberechnung derjenige Teil verwendet, dessen Antworten im dynamischen Kennlinienbereich lagen.

8 Zur Terminologie

Polarisationsempfindlichkeit wird in "PS - Werten" (von engl. Polarization Sensitivity) ausgedrückt. Der PS - Wert beziffert das Verhältnis der Empfindlichkeit eines Rezeptors für Licht, das in einer Vorzugsrichtung ($\Phi_{\max}$) schwingt, zur Empfindlichkeit des gleichen Rezeptors für Licht, das senkrecht dazu schwingt. PS - Werte variieren von 1 (keine Polarisationsempfindlichkeit) bis etwa 20. In der Praxis kommen aber Werte von über 10-15 selten vor.

I I I E R G E B N I S S E

An den Ocellen einer Anzahl von Insektenarten wurden Elektretinogramme (ERG's) gemessen. Bei Apis mellifera und Cataglyphis bicolor gelang es, diese Grobuntersuchungen durch intrazelluläre Ableitungen von Rezeptoren und Sekundärneuronen zu vertiefen (II, Abschnitt 1).

Bei allen diesen Experimenten wurden immer die gleichen Parameter variiert (II, Abschnitt 1). Da sich die Ergebnisse aller Untersuchungen gegenseitig ergänzen, soll ihre Darstellung hier nicht nach angewandten Methoden, sondern nach Problemkreisen gegliedert werden.

1 Potentialformen

Bei allen Untersuchungen galt das erste Augenmerk der Potentialform. Aus dem komplizierten drei- oder vierphasigen Kurvenverlauf musste ein Antwortelement ausgesucht werden, das genügend konstant und reproduzierbar war, um als Messgrundlage zu dienen. Wie sich zeigte, erfüllt der sogenannte "on-transient" diese Bedingung am besten. Er tritt nicht nur bei allen untersuchten Arten auf, was vor allem für die ERG-Untersuchungen von Bedeutung ist, sondern zeigt auch bei mehrmaligem Durchmessen unter gleichen Bedingungen die beste Reproduzierbarkeit in Amplitude und Form. Der "on-transient" im ERG besteht aus einem relativ zur Referenzelektrode negativen Ausschlag. Er hat seinen Ursprung möglicherweise im depolarisierenden "on-transient" der Rezeptoren - eine Vermutung, die durch die nahezu spiegel-

bildliche Erscheinung der beiden Elemente (RUCK, 1961a; PATTERSON und GOODMAN, 1975) nahegelegt wird. Sollte sie zutreffen, dann beruhen alle im folgenden vorgestellten Messergebnisse von Rezeptoren (extra- und intrazellulär gewonnene) auf dem gleichen elektrischen Vorgang (vergl. auch IV, Abschnitt 1).

1.1 _ Potentialform im Elektoretinogramm (ERG)

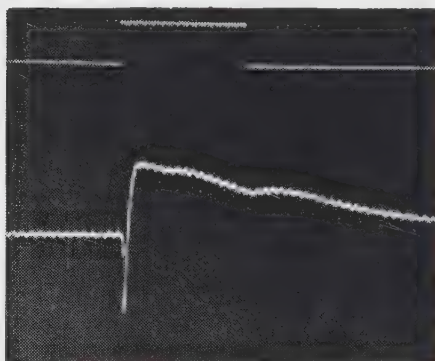
Wie Abb. 2 zeigt, können ERG-Antworten je nach Insektenart sehr unterschiedlich aussehen. Von einem extrem phasischen Verlauf, wie wir ihn bei Ophion luteus finden, lassen sich alle Uebergänge bis zur weitgehend tonischen Antwort der Schwebfliege Syrphus beobachten. Sehr viele Arten zeigten einen intermediären Kurvenverlauf, wie er in Abb. 2 stellvertretend von Apis mellifera dargestellt ist. Trotzdem lässt sich ein allgemeines Schema herauschälen, dem alle diese Kurvenformen mehr oder weniger folgen:

Einem sehr schnellen, bezogen auf die Referenz positiven "spike", der sich jedoch nicht immer nachweisen lässt (in Abb. 2 nur bei Apis mellifera angedeutet), folgt ein negativer "on-transient", der in Abb. 2 als prominente Auslenkung nach unten in Erscheinung tritt. 10 bis 50 ms nach Reizbeginn ist der Gipfel erreicht; eine weitere Verlängerung des Lichtreizes ändert an der Amplitude dieses Kurvenelementes nichts mehr. Hingegen erscheint erst bei Reizzeiten von ca. 100 ms und mehr ein "Plateau", das aber je nach Tierart sehr verschieden aussehen kann (Abb. 2). Nach Reizende ist zwar meist kein eigentlicher "off-Effekt", aber doch mindestens eine kleine Ablenkung

BEISPIELE VON POTENTIALFORMEN BEI ERG - MESSUNGEN

Abb. 2

(Alle Kurven im DC - Modus)

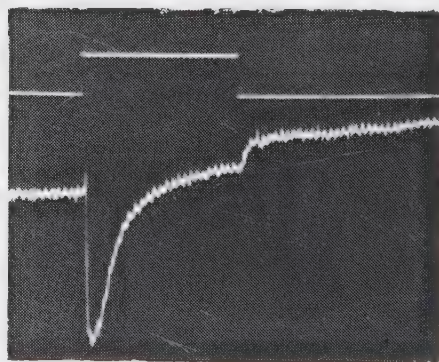
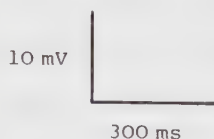


OPHION LUTEUS, Mittl.Ocellus
(Ichneumonidae, Hymenoptera)

Reiz: Weisslicht, 300ms

Antwort: 75% Sättigung

Potentialform: phasisch

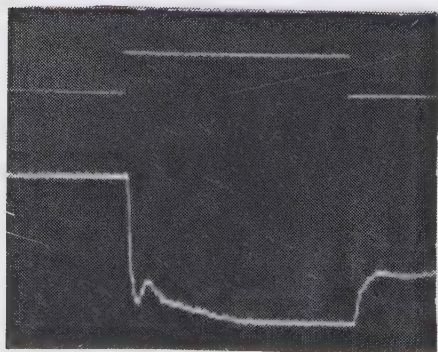


APIS MELLIFERA, Rechter Oc.
(Apidae, Hymenoptera)

Reiz: Weisslicht, 500ms

Antwort: 75% Sättigung

Potentialform: phasisch-tonisch



SYRPHUS SPEC., Mittl.Ocellus
(Syrphidae, Diptera)

Reiz: Weisslicht, 500ms

Antwort: nahe Sättigung

Potentialform: tonisch



des Kurvenverlaufs in positiver Richtung (in Abb. 2: nach oben) zu beobachten, die aber noch nicht unmittelbar zur Basislinie zurückführt. Diese wird erst nach mehreren Sekunden wieder erreicht.

Das bei weitem konstanteste Element dieses Kurvenverlaufs ist der "on-transient". Er erreicht je nach Tierart und Qualität der Ableitung Amplituden zwischen 3 mV und 32 mV und war damit leicht auswertbar. Da er schon nach 50 ms seine volle Amplitude hat, konnte nach einer ersten Aufnahme der Potentialform mit relativ kurzen Lichtreizen (80 ms) gearbeitet werden.

Zwischen dem mittleren und den seitlichen Ocellen ergaben sich keine feststellbaren Unterschiede in der Potentialform.

1.2 _ Potentialform bei intrazellulären Messungen an Rezeptoren

Die Potentialform der intrazellulär registrierten Rezeptorantworten wurde bei der Wüstenameise Cataglyphis bicolor und bei der Honigbiene Apis mellifera untersucht.

Abb. 3 zeigt die Antworten einer Rezeptorzelle von Cataglyphis auf Reize verschiedener Dauer und Intensität. Die entsprechenden Potentialformen bei der Honigbiene sehen praktisch gleich aus und werden deshalb nicht gesondert dargestellt.

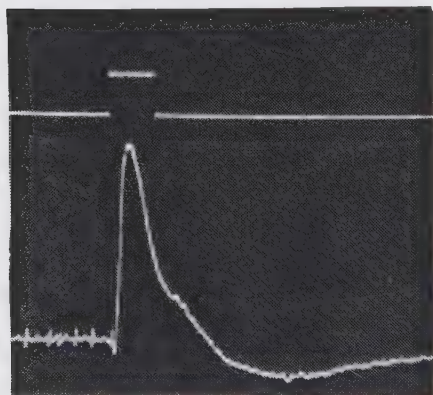
Der Kurvenverlauf lässt sich etwa folgendermassen beschreiben: Nach Reizbeginn tritt oft, aber nicht immer, ein sehr schneller depolarisierender "spike" auf (auf dem Bild nicht sichtbar). Ihm folgt ein ausgeprägter depolarisierender "on-transient",

INTRAZELLULÄRE ABLEITUNGEN IN DER OCELLENRETINA DER AMEISE CATAGLYPHIS BICOLOR:

REZEPTORANTWORTEN AUF VERSCHIEDEN LANGE LICHTREIZE

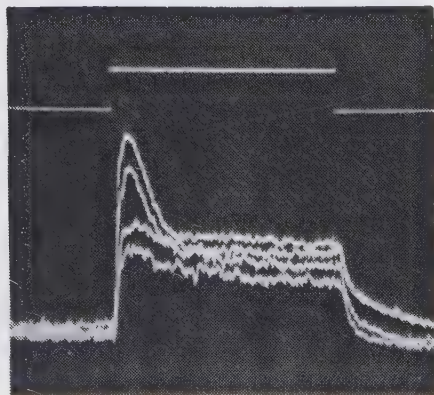
(Die Potentialformen bei Apis mellifera unterscheiden sich kaum von den hier gezeigten.)

(Beide Kurven im DC-Modus)



Reiz: Weisslicht
Intensität (log): 0
Reizdauer: 100 ms
Mittlerer Ocellus

10 mV
100ms



Reiz: Weisslicht
Intensität (log): -1/-0,7/
-0,3/0
Reizdauer: 500 ms
Mittlerer Ocellus

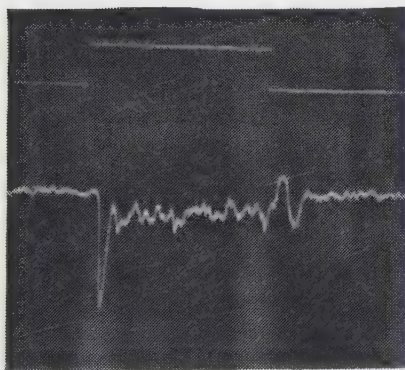
10 mV
500 ms

Abb. 4

INTRAZELLULÄRE MESSUNGEN AN DEN SEKUNDÄRNEURONEN IM OCCELLENNERV DER HONIGBIENE:

POTENTIALFORMEN

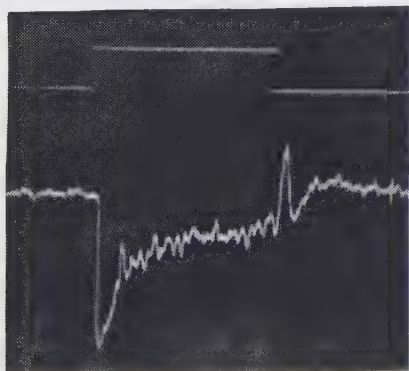
(Beide Kurven im DC-Modus)



Reiz: 340 nm

Rel. Reizintensität (log): -0,3

Reizdauer: 500 ms



Reiz: 340 nm

Rel. Reizintensität (log): 0

Reizdauer: 500 ms



der etwa 40 ms nach Beginn des Reizes seinen Gipfel erreicht. Dauert der Reiz länger als 100 ms schliesst sich dem "on-transient" ein Plateau an, das nach dem Ausschalten des Reizlichtes relativ schnell zum Ruhepotential abfällt (schneller als im ERG).

Wie beim ERG ist der "on-transient" das am besten ausgeprägte und zuverlässigste Kurvenelement. Seine Amplitude erreicht je nach Güte der Ableitung zwischen 20 mV und 50 mV, so dass die Ausmessung keine Mühe macht. Bei kleinen Intensitäten reicht er manchmal nicht über die Höhe des Plateaus hinaus. In diesen Fällen wurde die Amplitude des Plateaus 40 ms nach Reizbeginn ausgemessen.

Unterschiede zwischen den Potentialformen des mittleren und der seitlichen Ocellen konnten keine festgestellt werden. Auch die Spektralzusammensetzung und der e-Vektor des Reizlichtes hatten keinen erkennbaren Einfluss auf die Kurvenform.

1.3 Potentialform bei intrazellulären Ableitungen im Ocellennerv der Honigbiene (*Apis mellifera*)

Nach MILDE (1981) können die Grossen Sekundärneuronen des Bienenocellus (L-Neuronen) zwei sich überlagernde Antwortkomponenten zeigen: Aktionspotentiale und graduierte Antworten. Bei den vorliegenden Experimenten traten Aktionspotentiale nur vereinzelt auf. Die Auswertung musste sich deshalb auf die graduierten Antworten beschränken. Vor allem aufgrund der grossen Ähnlichkeit dieser Antworten mit den publizierten Potentialformen

von MILDE (1981) wird angenommen, dass es sich um Signale der Grossen Sekundärneuronen (in der Folge einfach als "Sekundärneuronen" bezeichnet) handelt. Die Argumente für diese Annahme sollen in der Diskussion (IV) näher ausgeführt werden.

Abb. 4 zeigt die Potentialformen dieser Zellen als Antwort auf zwei Reizintensitäten. Nach Reizbeginn erscheint ein deutlicher hyperpolarisierender "on-transient", der nach ca. 20 - 30 ms sein Maximum erreicht. Das darauffolgende Plateau zeichnet sich durch einen unruhigen Kurvenverlauf aus (bei einzelnen Experimenten traten in diesem Bereich Aktionspotentiale auf; hier nicht sichtbar). Nach Abschalten des Reizes zeigt sich eine zweiphasige depolarisierend/hyperpolarisierende "off-Antwort", deren Amplitude aber meist kleiner bleibt als diejenige des "on-transient". Nur bei ganz niedrigen Intensitäten kann sich dieses Verhältnis umkehren.

Es wurden Antworten von Sekundärneuronen registriert, die auf die Reizung des linken, rechten oder mittleren Ocellus ansprachen. Ein bestimmtes Neuron wurde jedoch immer nur durch die Beleuchtung eines einzelnen Ocellus erregt. Die Potentialform der Sekundärneuronen war immer ähnlich - ohne dass daraus erkennbar gewesen wäre, von welchem Ocellus ein bestimmtes Neuron seine Impulse erhielt.

2 Intensitätskennlinien

Die nachfolgend beschriebenen Intensitätskennlinien zeigen die Abhängigkeit der Amplitude des "on-transient" vom Logarithmus der Reizlichtintensität. Absolute Lichtmessungen wurden nicht vorgenommen. Bei den angegebenen Intensitätswerten handelt es sich also um Relativwerte mit willkürlicher Lage des Nullpunktes. Der einmal festgelegte Nullpunkt wurde jedoch für alle Messreihen beibehalten.

2.1 Intensitätskennlinien der ERG-Messungen

Die Intensitätskennlinien wurden bei den ERG-Untersuchungen mit Weisslicht bestimmt, um den Beitrag aller spektralen Rezeptortypen zu erfassen.

Tab. 1 gibt einen Ueberblick über die wichtigsten Parameter dieser Kennlinien bei den untersuchten Taxa. Bei Calliphora, Panorpa, Lasius, Polistes, Macropis und Halictus konnten die Kurven aus technischen Gründen nicht bis zur Sättigung durchgemessen werden. Die Daten dieser Tiere fehlen deshalb in der Aufstellung.

Beim Vergleich der 50% - Werte ist zu beachten, dass die Ocelensehfelder bei den verschiedenen Arten unterschiedlich gross sind (Abschnitt 5). Da bei allen Experimenten eine mehr oder weniger punktförmige Lichtquelle zur Anwendung kam (II, Abschnitt 1), wurden damit von Tier zu Tier unterschiedliche Anteile des Sehfeldes gereizt. Die 50% - Werte sind also kein direktes Mass für die Empfindlichkeit des Gesamtocellus.

TABELLE 1

ERG: PARAMETER DER INTENSITÄTSKENNLINIEN

Versuchstier	Mittlerer Ocellus			Rechter Ocellus		
	log I _{50%} (I _{max} = 1)	Sättigung (mV)	Steigung*	log I _{50%} (I _{max} = 1)	Sättigung (mV)	Steigung*
Potamanthus luteus	-2,3	3,0	0,28	-3,0	4,0	0,23
Syrphus spec.	-2,0	32,0	0,33	-	-	-
Urocetus gigas	-2,9	6,4	0,26	-3,1	5,6	0,34
Tentredo arcuatus	-1,3	5,0	0,45	-	-	-
Ichneumoninae spec.	-2,5	6,5	0,30	-1,8	6,0	0,30
Ophion luteus	-3,2	7,0	0,30	-2,6	9,5	0,20
Cataglyphis bicolor	-1,2	26,0	0,33	-1,1	21,0	0,30
Camponotus ligniperda	-1,3	5,0	0,30	-1,5	5,0	0,30
Paravespula germanica	-1,3	6,8	0,40	-1,4	10,0	0,43
Vespa crabro	-1,4	5,5	0,45	-1,3	9,0	0,27
Bombus agrorum	-1,6	10,5	0,30	-1,6	8,5	0,26
Bombus terrestris	-1,4	9,0	0,30	-1,4	7,5	0,30
Apis mellifera	-1,0	10,0	0,40	-1,2	6,0	0,40

* Die Steigung wurde graphisch, als Tangente an den Wendepunkt der Kurve, ermittelt. Sie wird in Bruchteilen der Sättigung pro log-Einheit Intensitätszunahme ausgedrückt.

Die Steigungen, ausgedrückt als Bruchteile der Sättigung pro log-Einheit Intensitätszunahme, liegen zwischen 0,2 (Ophion, rechter Ocellus) und 0,45 (mittlerer Ocellus von Vespa und Tenthredo).

Die Ursachen für die stark unterschiedlichen Sättigungswerte liegen wohl eher in schwer zu kontrollierenden Randbedingungen der Ableitung als in tatsächlichen Unterschieden zwischen den Tieren. Jedenfalls streuen diese Werte auch innerartlich sehr stark.

Vergleicht man die Kennlinienwerte des mittleren und des rechten Ocellus, ergeben sich kaum nennenswerte Unterschiede.

Abb. 5 zeigt drei Beispiele von ungemittelten Intensitätskennlinien. Da es sich um Einzelwerte handelt, sind keine Streuungen eingezeichnet.

2.2 _Intensitätskennlinien_der_Rezeptorantworten_(Apis)

Abb. 6 zeigt die gemittelten und normierten Intensitätskennlinien der Rezeptorantworten im Bienenocellus. Auffallend ist der genau parallele Verlauf der Kurven von UV- und Blaugrün-Rezeptoren. Beiden haben eine Steigung von 0,40. Die Antworten im Sättigungsbereich erreichen 20 mV bis 50 mV. Die 50% - Werte (Wendepunkte) werden von den UV-Rezeptoren bei Intensitäten ($\log I$) von -0,06 erreicht, von den Blaugrün-Rezeptoren bei -0,26. Beide Spektraltypen scheinen also nahezu gleich empfindlich zu sein.

Abb. 5: ELEKTRORETINOGRAMME VERSCHIEDENER INSEKTENOCELLI
 INTENSITÄTSKENNLINIEN AUS ERG - MESSUNGEN

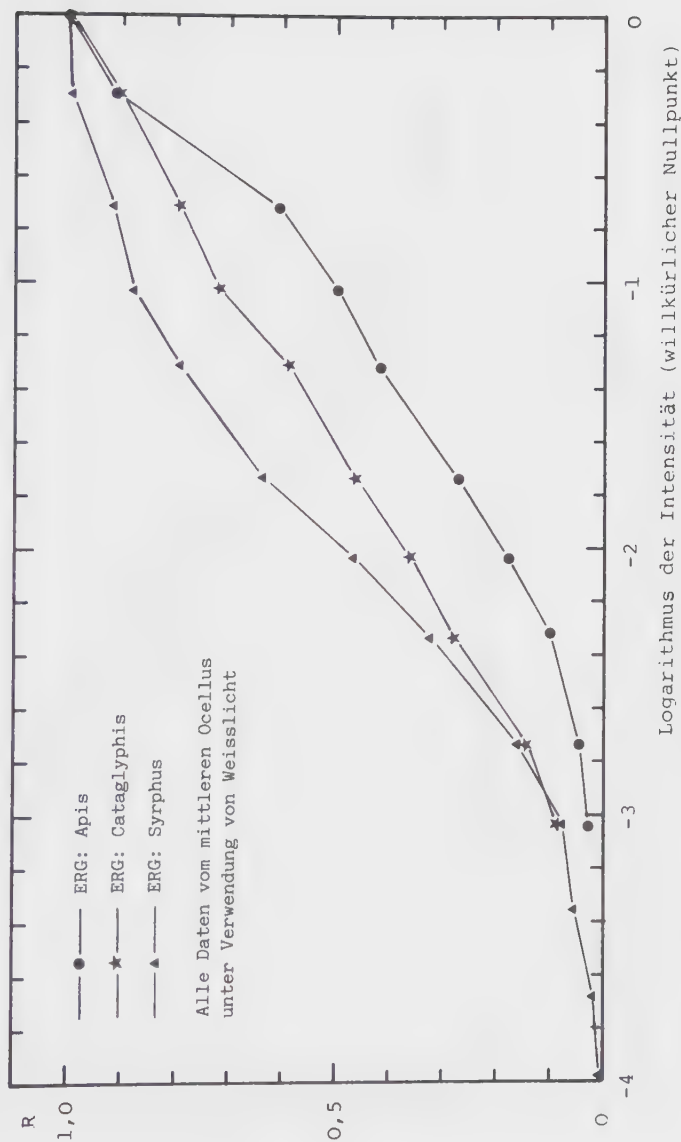


Abb. 6: INTRAZELLULÄRE ABLEITUNGEN AUS DEN REZEPTORZELLEN DES BIENENOCYCLUS:
NORMIERTE UND GEMITTELTE INTENSITÄTSKENNLINIEN

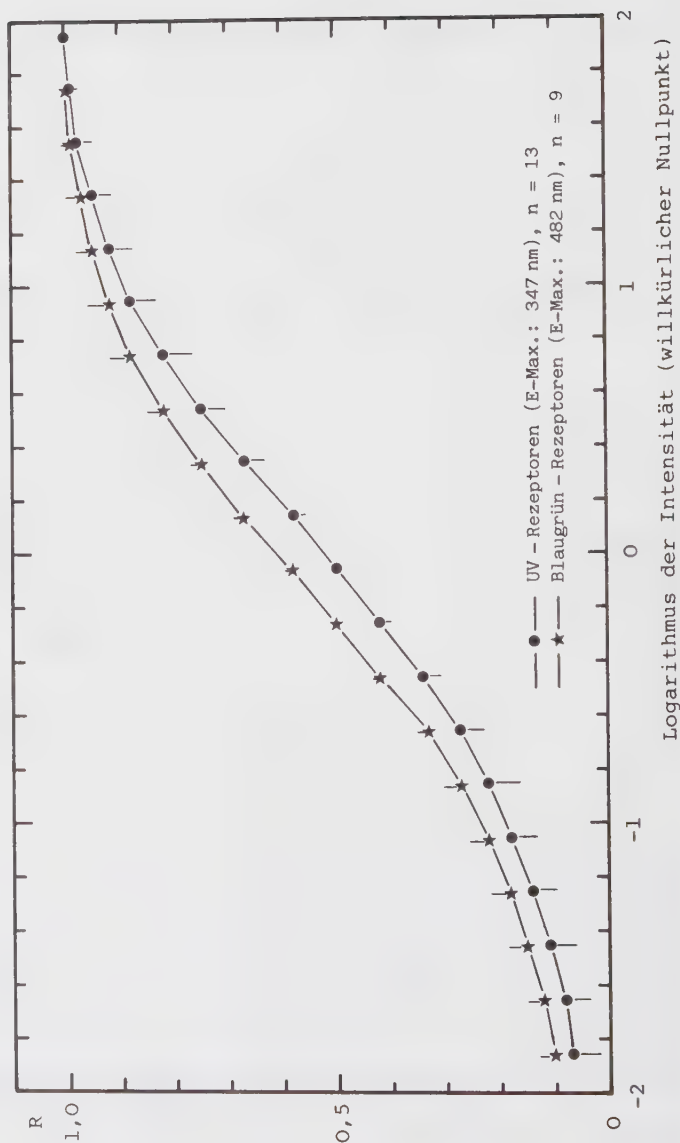
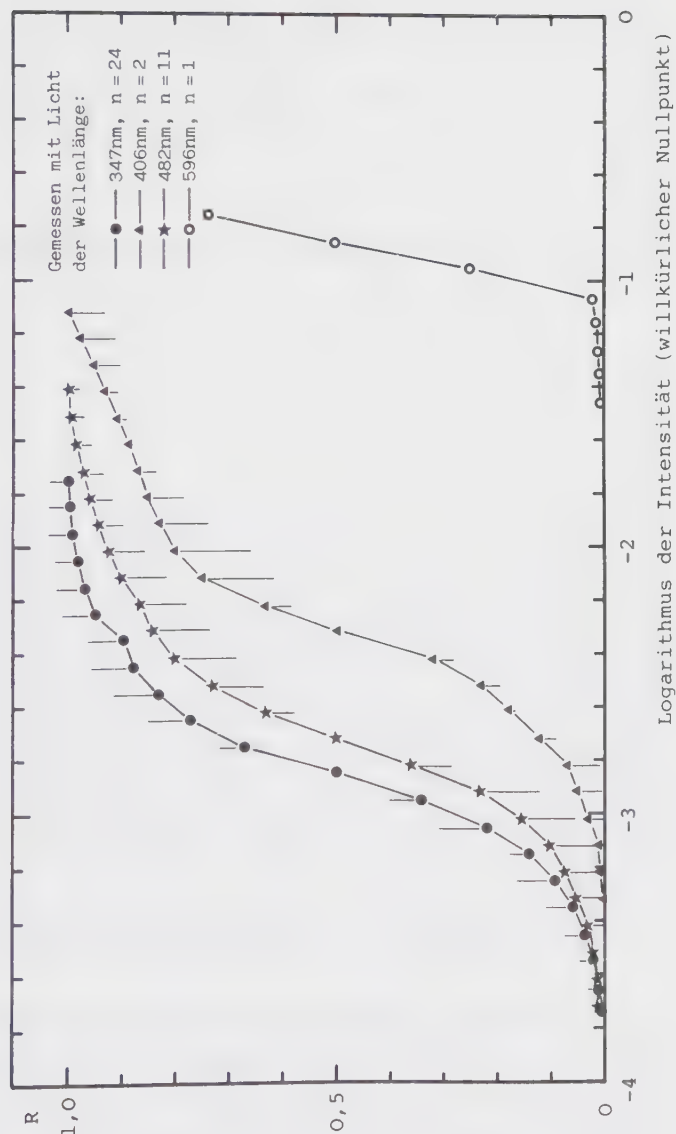


Abb. 7: INTRAZELLULÄRE ABLEITUNGEN AUS DEN SECOND ORDER ZELLEN DES BIENENOCCELLUS:

NORMIERTE UND GEMITTELTE INTENSITÄTSKENNLINIEN



Die der Abb. 6 zugrundeliegenden Messungen wurden mit Licht der Wellenlängen 347 nm (UV-Rezeptoren) resp. 482 nm (Blaugrün-Rezeptoren) durchgeführt. Bei diesen Wellenlängen gipfeln die Spektralempfindlichkeiten der beiden Rezeptortypen (Abschnitt 3.2).

Die vorliegenden intrazellulären Rezeptor-Ableitungen wurden aus technischen Gründen alle am rechten Ocellus durchgeführt. Da die ERG-Versuche keinerlei Unterschiede zwischen mittlerem und seitlichen Ocellen gezeigt hatten (Tab. 1), wird angenommen, dass diese Stichprobe repräsentativ für alle drei Ocellen ist.

Aufgrund der geringen Absolutempfindlichkeit der Rezeptoren von Cataglyphis bicolor konnte keine ihrer Intensitätskennlinien bis in den Sättigungsbereich durchgemessen werden. Deshalb war es nicht möglich, Steigung und 50% - Werte exakt zu bestimmen. Die Steigung scheint aber mit der bei Bienenrezeptoren gemessenen vergleichbar zu sein. Die Rezeptorableitungen bei Cataglyphis wurden teils am rechten, teils am mittleren Ocellus durchgeführt. Beide Ocellen lieferten vergleichbare Kennlinien.

2.3 Intensitätskennlinien der Sekundärneuronen von Apis

Abb. 7 zeigt die gemittelten und normierten Kurven aus Messungen bei verschiedenen Wellenlängen. Im Unterschied zu den Rezeptorzellen (Abschnitt 2.2; Abb. 6) stammen hier alle vier Kurven der Darstellung vom gleichen Zelltyp (es gibt bei der Biene nur einen Spektraltyp von Sekundärneuronen). Auffallend

ist auch hier der nahezu perfekt parallele Verlauf der Kurven bei verschiedenen Wellenlängen. Offenbar werden die Signale der beiden Rezeptortypen an den Synapsen nahezu identisch verstärkt (vergl. auch IV, Abschnitt 2).

Die Wendepunkte der Kennlinien liegen im UV-Bereich bei $\log I = -2,85$, im Blaugrün-Bereich bei $-2,72$, im Blau-Bereich bei $-2,45$, im Rot-Bereich bei ca. $-0,9$.

Die Steigung beträgt $1,29$ und ist damit grösser als jeder aus der Literatur bekannte Wert (vergl. auch IV, Abschnitt 2). Die Zellen sättigen bei Antworten von $18 \text{ mV} - 28 \text{ mV}$. Zum Vergleich: PATTERSON und GOODMAN (1974) fanden bei L-Neuronen der Heuschrecke Schistocerca ein Sättigungsniveau von maximal 30 mV .

Da aus einem Bereich des Ocellennerves abgeleitet wurde, in der die Ausgänge von allen drei Ocellen schon vereinigt sind, konnte jeweils erst nach dem Grobzentrieren des Reizlichtes festgestellt werden, von welchem Ocellus eine Zelle ihre Signale bekam. Daher setzen sich die vorliegenden Resultate mehr oder weniger zufällig aus Beiträgen aller drei Ocellen zusammen. Ungeachtet ihrer Herkunft sind die Antworten aber bemerkenswert homogen, was den ERG-Befund (Abschnitt 2.1 und Tab. 1) bestätigt.

3 Spektralempfindlichkeit

Die Spektralempfindlichkeit eines Sehorgans kann wichtige Hinweise auf seine Funktion geben. Aus diesem Grunde ist dieses Gebiet auch in der Ocellenphysiologie schon verhältnismässig gut erforscht ist (I, Abschnitt 3). Trotzdem war es für eine vergleichende Betrachtung wünschbar, noch mehr Daten zu sammeln. Die Spektralempfindlichkeit verschiedener Insektenocellen bildet daher einen der Schwerpunkte der vorliegenden Arbeit.

3.1 Spektralempfindlichkeit im ERG

Von insgesamt 19 Insektenarten wurde der Spektralgang der ERG-Antworten bestimmt. Die Abb. 8 - 27 zeigen die resultierenden Kurven. Streuungsangaben fehlen in den meisten Fällen, da viele Kurven nur an einem Individuum gemessen worden sind. Wo Streuungen eingezeichnet sind, handelt es sich um Variationen zwischen mehreren gemessenen Individuen, nicht um die Streuung mehrerer Messdurchgänge am gleichen Tier. Angegeben ist die Standardabweichung.

Allen Kurven gemeinsam ist eine gewisse Mindestempfindlichkeit im UV (meist mehr als 20% des Gipfelwertes). Der Kurvenverlauf ist ein- oder zweigipflig. Die Maxima liegen, nach Insektenordnungen aufgeschlüsselt, bei folgenden Wellenlängen:

Ephemeroptera (1 Art): 410 nm (Abb. 8)

Diptera (2 Arten): 345 nm (Nebenmaximum: 440 nm; Abb. 9-10)

Mecoptera (1 Art): 500 nm (Abb. 11)

Hymenoptera (15 Arten): 345 nm und/oder 475-495 nm (Abb. 12-27)

Jede dieser vier Ordnungen zeigt einen grundsätzlich anderen Kurvenverlauf, während die Aehnlichkeit innerhalb der Ordnung Hymenoptera weitaus grösser zu sein scheint. Eine genauere Analyse zeigt jedoch, dass auch diese Gruppe in drei deutlich unterscheidbare Spektraltypen zerfällt:

- (1) Eingipflige Kurven mit Maximum im Blaugrün (Symphyta, Ichneumonoidea und Vespoidea: Abb. 12-15 und 23-27).
- (2) Eingipflige Kurven mit Maximum im UV (Formicoidea: Abb. 16-19).
- (3) Zweigipflige Kurven mit Maxima im UV und im Blaugrün (Apoidea: Abb. 23-27).

Die einheitlichste dieser Gruppen ist (2): hier gibt es so gut wie keine interspezifischen Unterschiede. Innerhalb der Gruppe (3) gibt es Unterschiede in der relativen Höhe der beiden Gipfel. Die Arten der Gruppe (1) unterscheiden sich leicht in der Lage des Maximums (für die Diskussion dieser Ergebnisse vergl. IV, Abschnitt 3).

3.2 _ Spektralempfindlichkeit _ der _ Rezeptoren _ von _ Apis _ und _ Cataglyphis

Von insgesamt 34 Rezeptoren der Honigbiene und 8 Rezeptoren der Wüstenameise Cataglyphis wurde die Spektralempfindlichkeit bestimmt und in den Abb. 28-30 dargestellt. Als Streuungsmass ist die Standardabweichung angegeben, "n" bezeichnet die Anzahl der gemessenen Rezeptoren jedes Typs.

Abb. 8:

ERG POTAMANTHUS LUTEUS (EPHEMEROPTERA):

SPEKTRALEMPFINDLICHKEIT

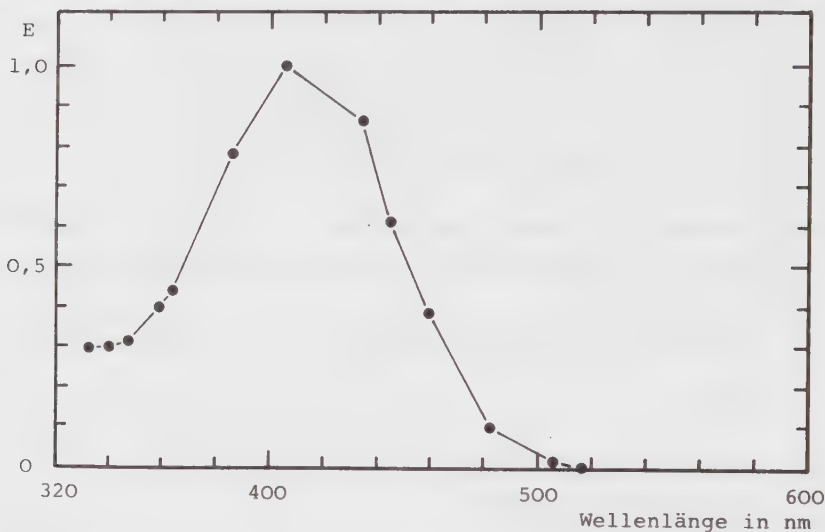
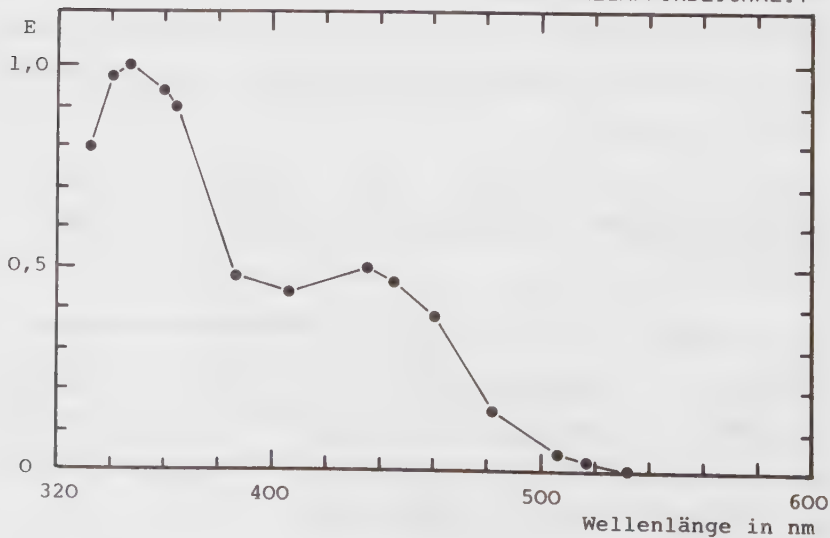


Abb. 9:

ERG SYRPHUS SPEC. (DIPTERA):

SPEKTRALEMPFINDLICHKEIT



ERG CALLIPHORA ERYTHROCEPHALA (DIPTERA):

SPEKTRALEMPFINDLICHKEIT

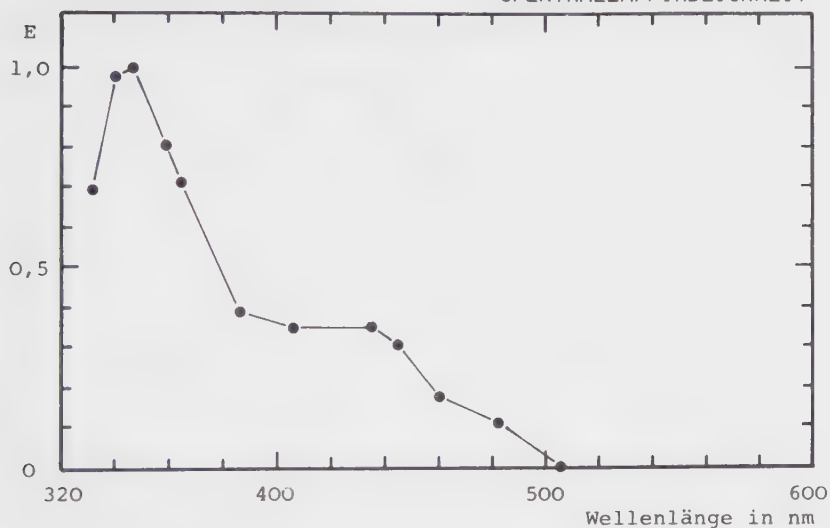


Abb. 11:

ERG PANORPA SPEC. (MECOPTERA):

SPEKTRALEMPFINDLICHKEIT

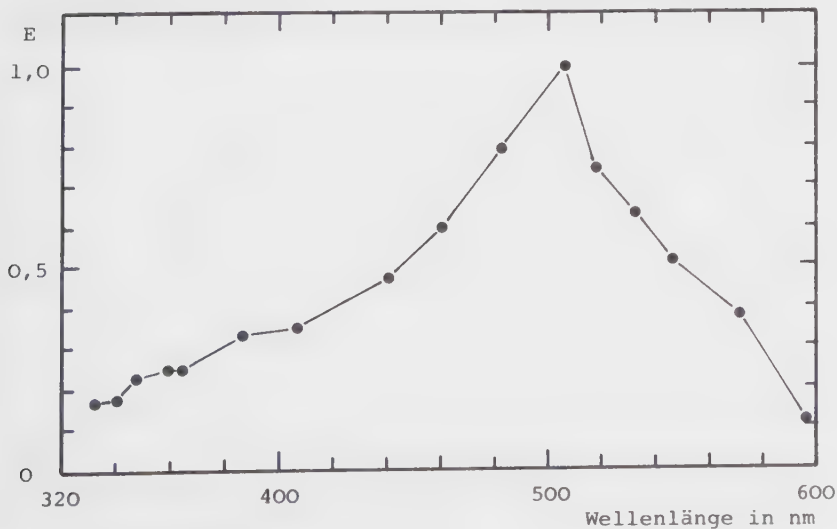


Abb. 12:

ERG UROCERUS GIGAS (HYMENOPTERA, SYMPHYTA):

SPEKTRALEMPFINDLICHKEIT

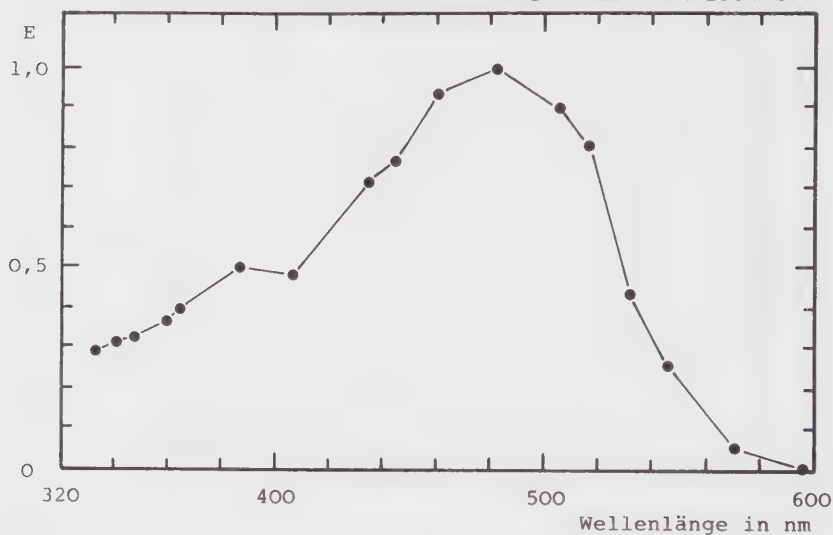
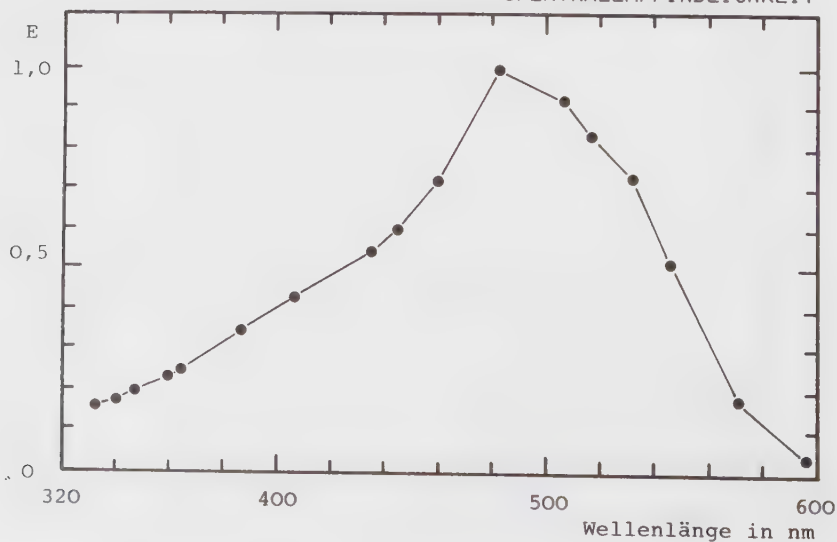


Abb. 13:

ERG TENTHREDO ARCUATUS (HYMENOPTERA, SYMPHYTA):

SPEKTRALEMPFINDLICHKEIT



ERG ICHNEUMONINAE SPEC. (HYMENOPTERA, ICHNEUMONOIDEA):
SPEKTRALEMPFINDLICHKEIT

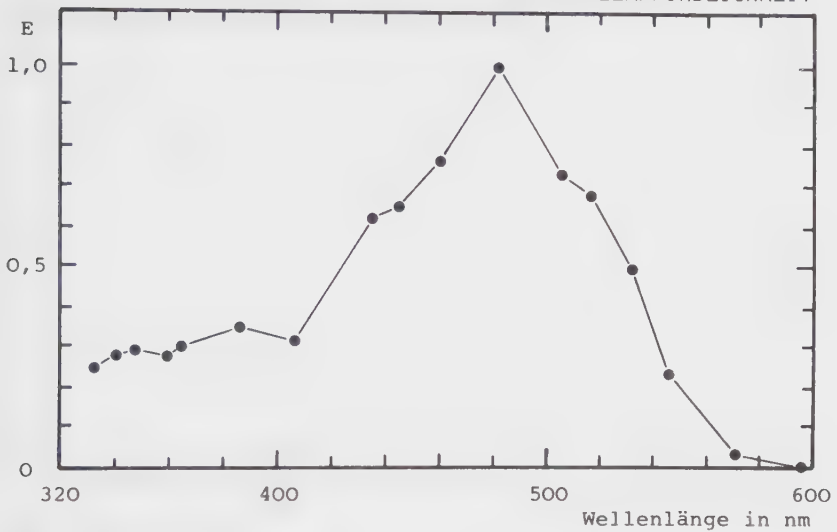


Abb. 15:

ERG OPHION LUTEUS (HYMENOPTERA, ICHNEUMONOIDEA):
SPEKTRALEMPFINDLICHKEIT

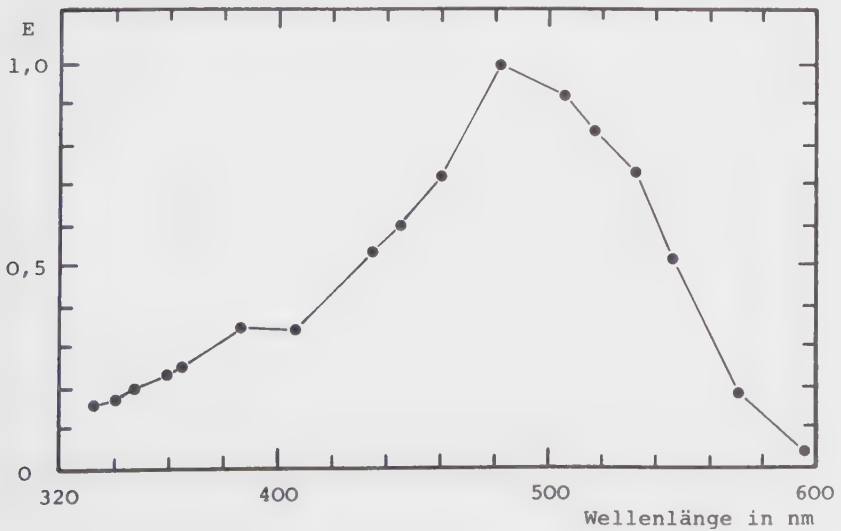


Abb. 16:

ERG CAMPONOTUS LIGNIPERDA ♀ (HYMENOPTERA, FORMICOIDEA):
SPEKTRALEMPFINDLICHKEIT

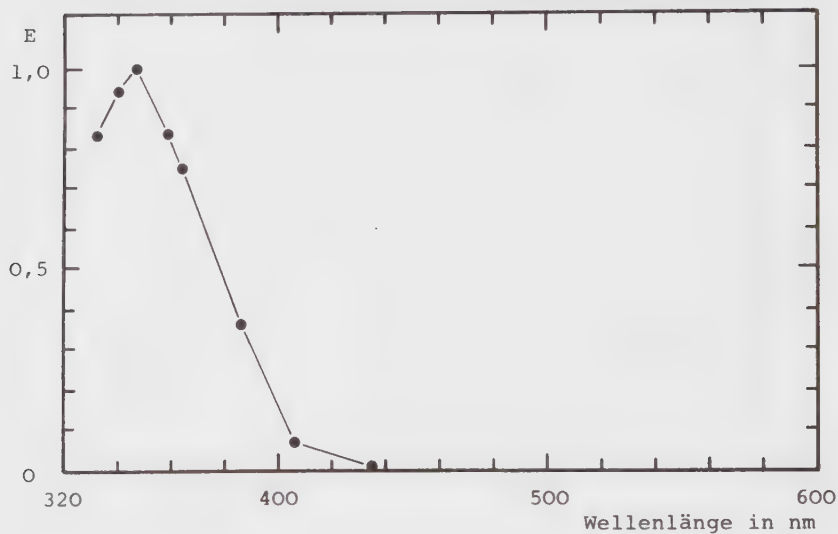
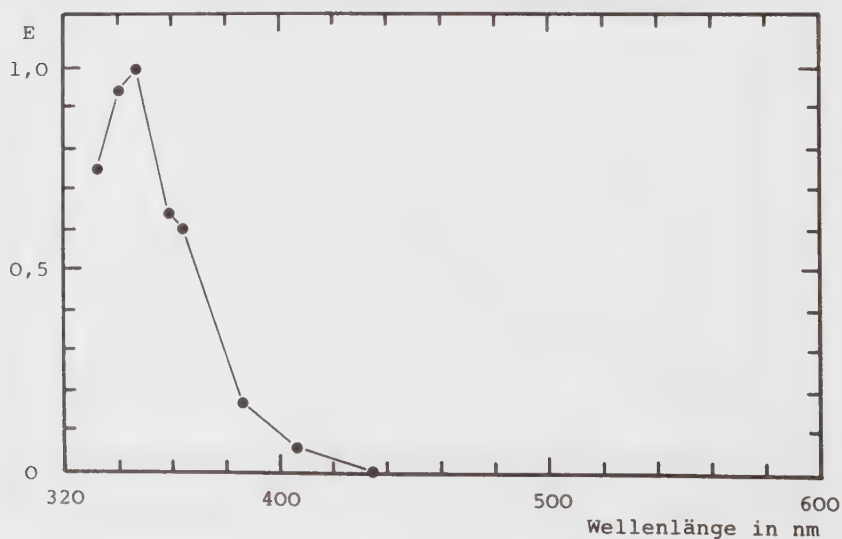


Abb. 17:

ERG LASIUS NIGER ♀ (HYMENOPTERA, FORMICOIDEA):
SPEKTRALEMPFINDLICHKEIT



ERG CATAGLYPHIS BICOLOR ♀ (HYMENOPTERA, FORMICOIDEA):

SPEKTRALEMPFINDLICHKEIT

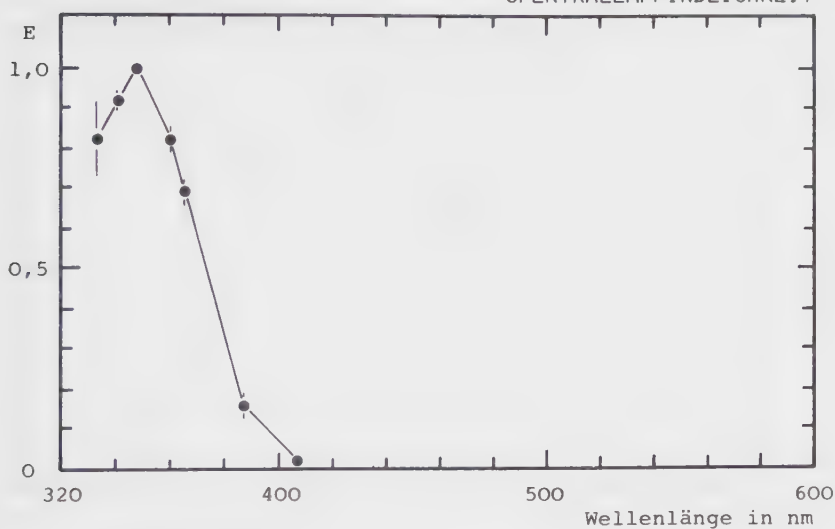


Abb. 19:

ERG CATAGLYPHIS BICOLOR ♂ (HYMENOPTERA, FORMICOIDEA):

SPEKTRALEMPFINDLICHKEIT

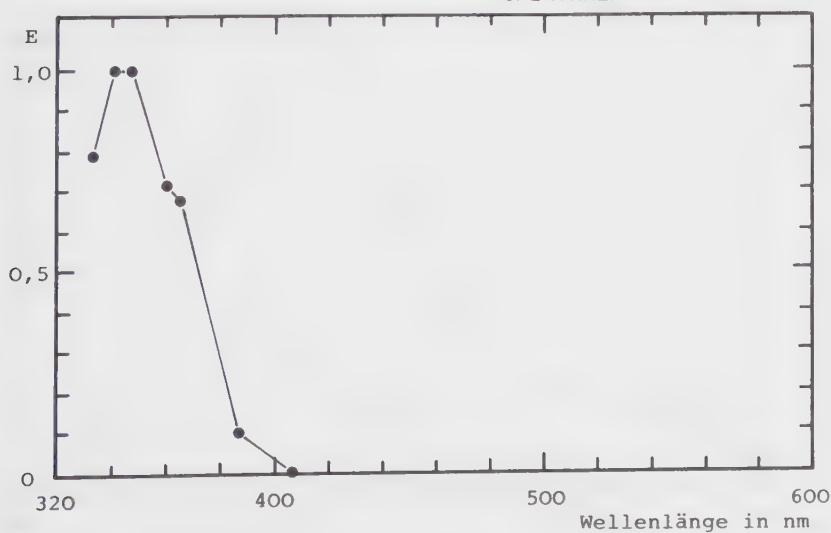


Abb. 20:

ERG *POLISTES GALLICUS* (HYMENOPTERA, VESPOIDEA):

SPEKTRALEMPFINDLICHKEIT

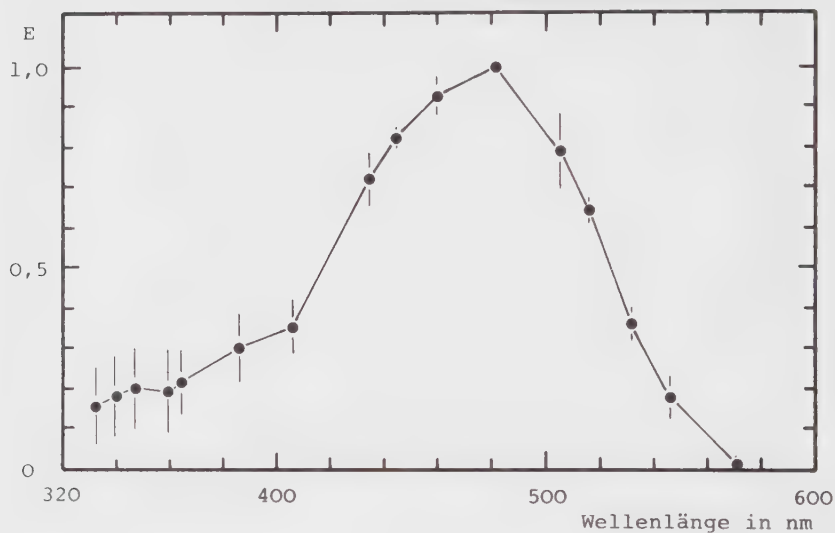
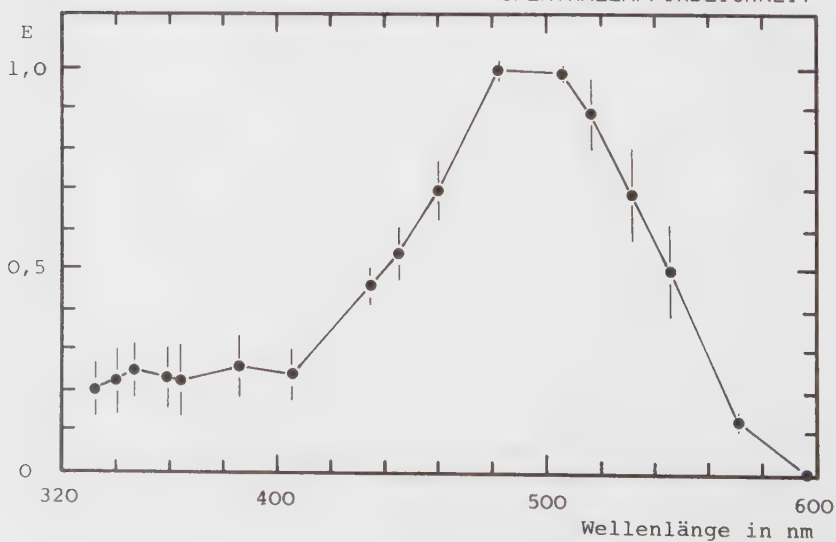


Abb. 21:

ERG *PARAVESPULA GERMANICA* (HYMENOPTERA, VESPOIDEA):

SPEKTRALEMPFINDLICHKEIT



ERG VESPA CRABRO (HYMENOPTERA, VESPOIDEA):

SPEKTRALEMPFINDLICHKEIT

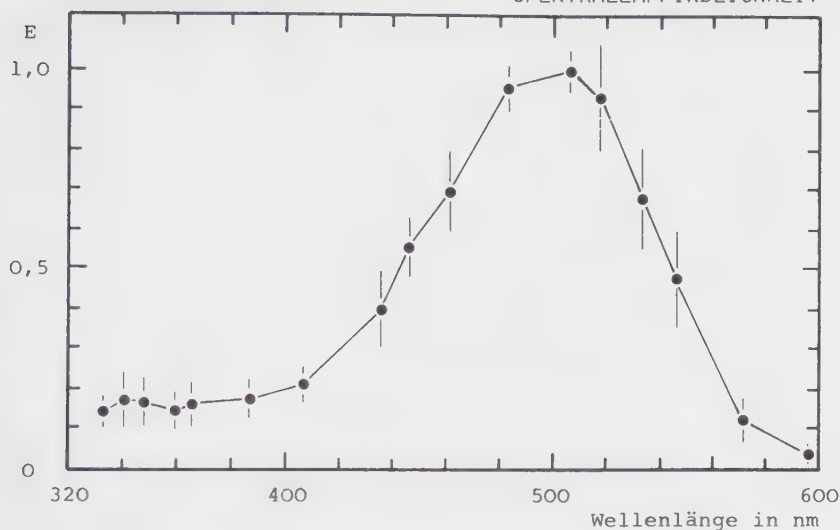


Abb. 23:

ERG MACROPIS SPEC. (HYMENOPTERA, APOIDEA):

SPEKTRALEMPFINDLICHKEIT

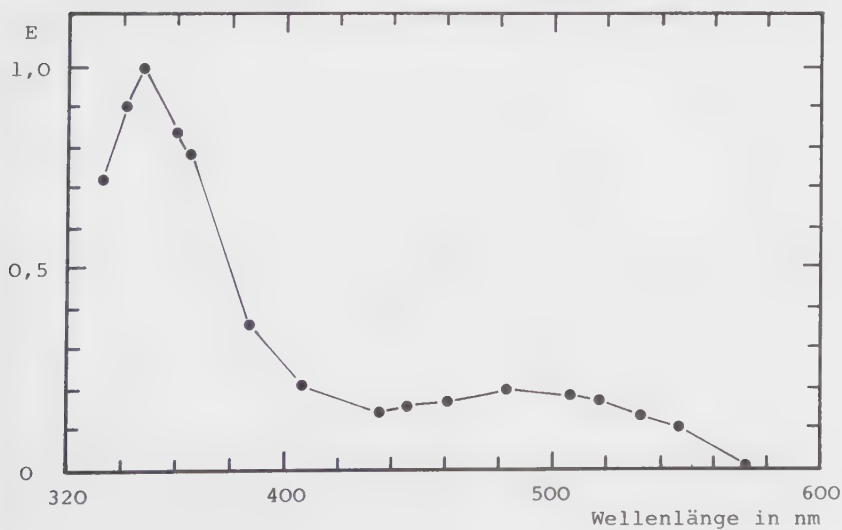


Abb. 24:

ERG HALICTUS SPEC. (HYMENOPTERA, APOIDEA):

SPEKTRALEMPFINDLICHKEIT

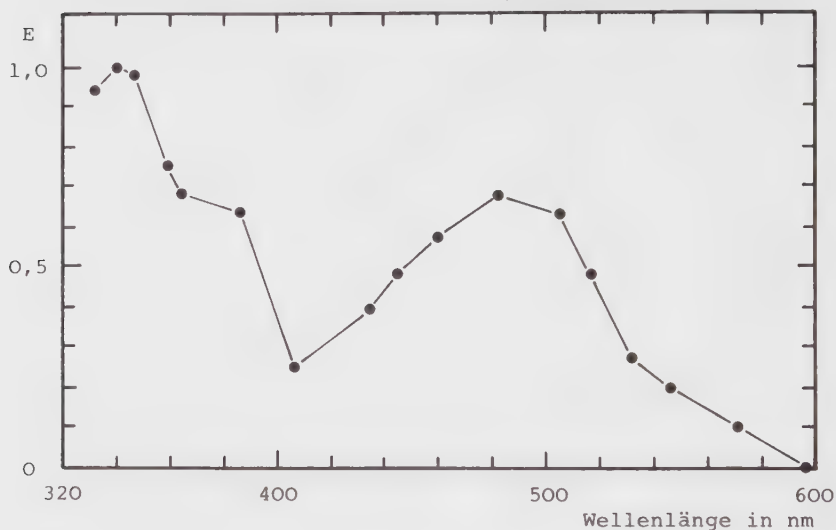
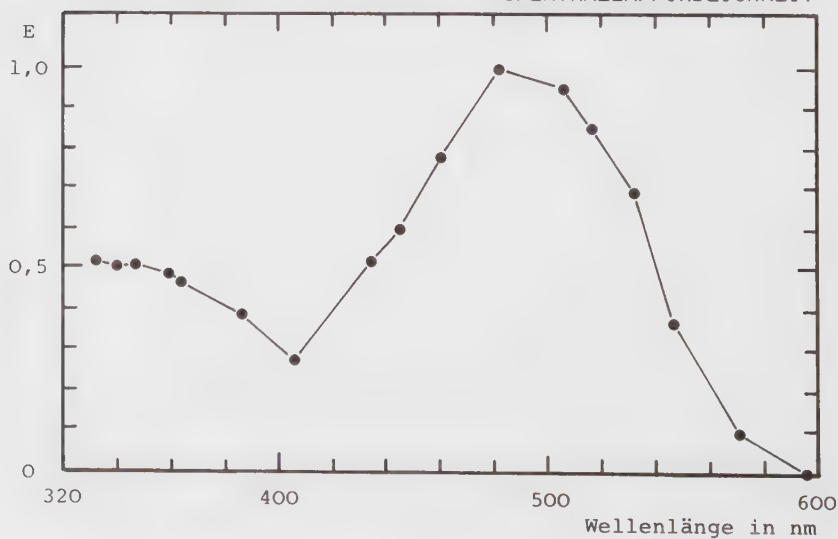


Abb. 25:

ERG BOMBUS AGRORUM (HYMENOPTERA, APOIDEA):

SPEKTRALEMPFINDLICHKEIT



ERG BOMBUS TERRESTRIS (HYMENOPTERA, APOIDEA):

SPEKTRALEMPFINDLICHKEIT

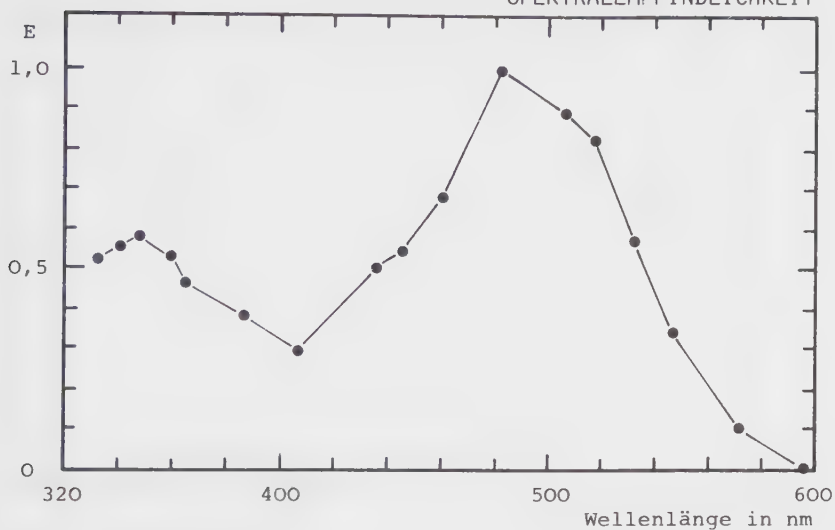


Abb. 27:

ERG APIS MELLIFERA (HYMENOPTERA, APOIDEA):

SPEKTRALEMPFINDLICHKEIT

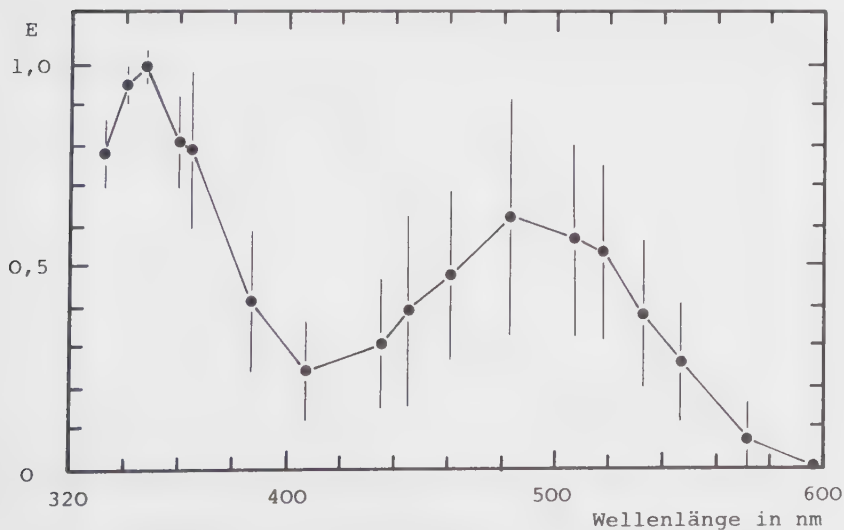


Abb. 28:

INTRAZELLULAERE MESSUNGEN IN DER RETINA DES RECHTEN OCELLUS
DER HONIGBIENE: SPEKTRALEMPFINDLICHKEIT DES UV-REZEPTORS

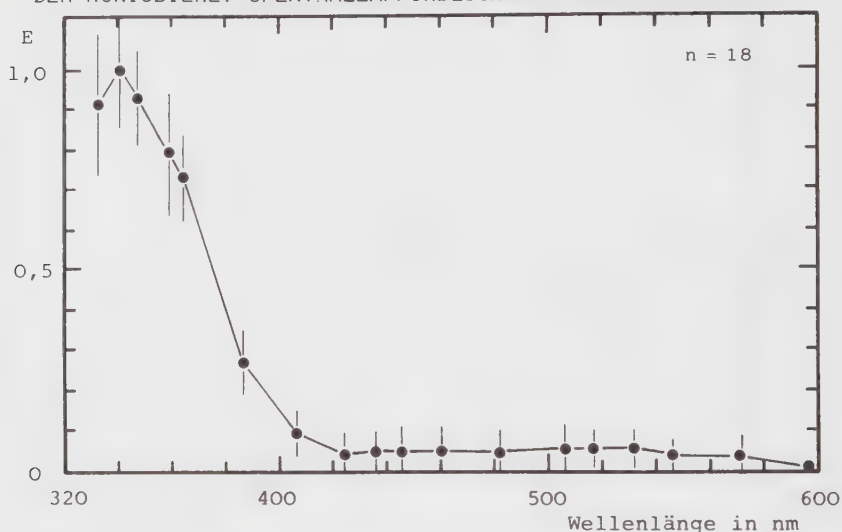
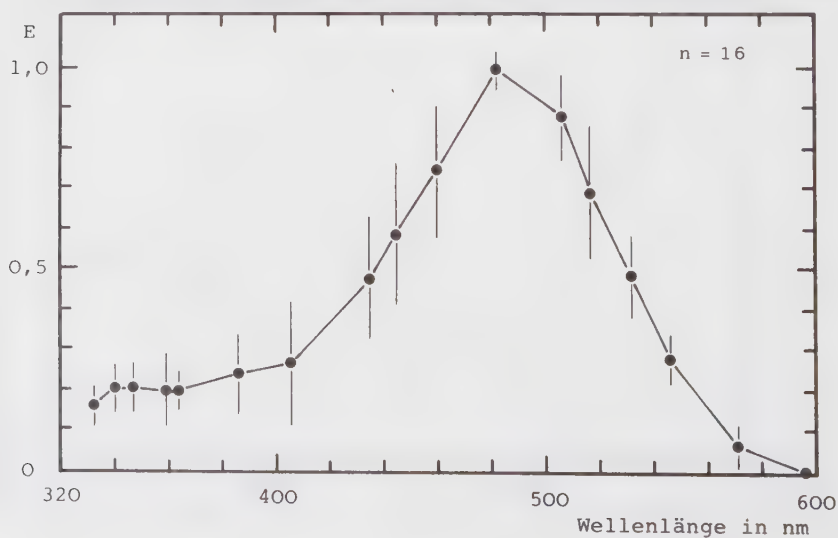


Abb. 29:

INTRAZELLULAERE MESSUNGEN IN DER RETINA DES RECHTEN OCELLUS
DER HONIGBIENE: SPEKTRALEMPFINDLICHKEIT DES BLAUGRUEN-REZEPTORS



SPKTRALEMPFINDLICHKEIT DER REZEPTOREN

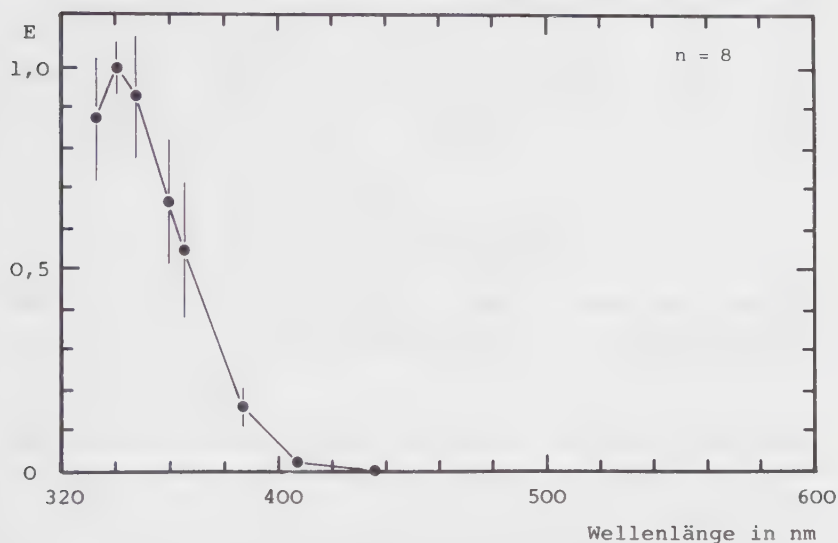
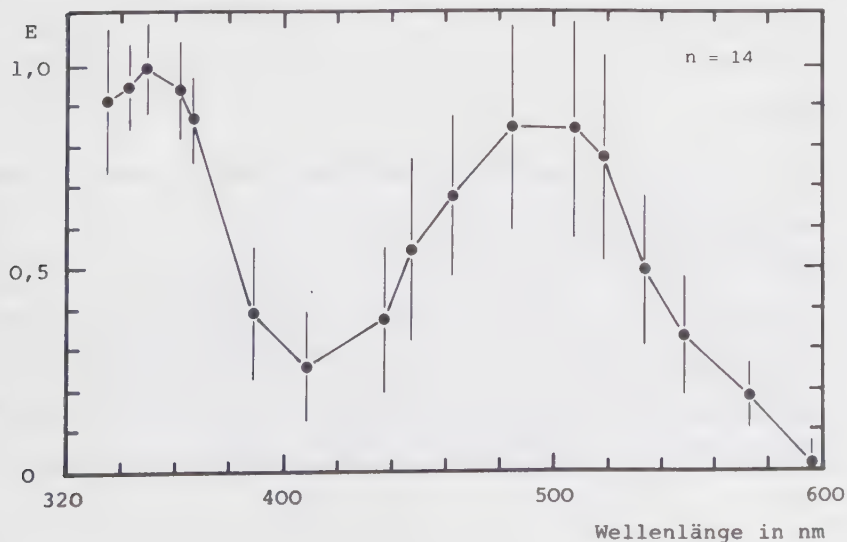


Abb. 31: INTRAZELLULAERE MESSUNGEN AN DEN SEKUNDAERNEURONEN
IM OCELLENNERV DER HONIGBIENE:

SPKTRALEMPFINDLICHKEIT



Wie nach den ERG-Kurven (Abb. 16-17 und 27) zu erwarten war, finden sich in der Ocellenretina der Honigbiene zwei Rezeptortypen mit Maxima bei 345 nm und 490 nm, während alle bei Cataglyphis gefundenen Rezeptoren UV-empfindlich sind und einen Gipfel bei 340 nm aufweisen. Die Lage der Maxima stimmt recht genau mit denjenigen der ERG-Kurven überein. Der UV-Rezeptor der Biene hat im langwelligen Bereich (über 420 nm) noch eine geringe Restempfindlichkeit, eine solche ist beim UV-Rezeptor von Cataglyphis nicht feststellbar.

3.3 _Spektralempfindlichkeit_der_Sekundärneuronen_von_Apis

Bei insgesamt 14 Sekundärneuronen des Honigbienenocellus wurde die Spektralempfindlichkeit gemessen. Abb. 31 zeigt die Mittelwertskurve dieser Messungen mit den Standardabweichungen. Die beiden Maxima liegen bei 350 nm und 500 nm. Sie sind damit gegenüber den ERG- und Rezeptorgipfeln um einige nm in Richtung höherer Wellenlängen verschoben. Diese Differenzen liegen allerdings an der Grenze des Messbaren - nämlich im Bereiche der Bandbreiten der verwendeten Interferenzfilter.

Die gegenüber den Rezeptorkurven (Abb. 28-30) recht grossen Standardabweichungen haben ihren Grund wohl teilweise in den technischen Schwierigkeiten bei der Auswertung, die sich aus den sehr steilen Intensitätskennlinien (Abschnitt 2.3) ergeben (vergl. auch II, Abschnitt 7). Zum anderen aber rühren die grossen Streuungen daher, dass die relative Höhe der beiden Maxima von Zelle zu Zelle sehr stark variiert.

Obwohl die untersuchten Sekundärneuronen ihren Ursprung teils in den seitlichen, teils im mittleren Ocellus haben, konnte kein Unterschied zwischen diesen beiden Gruppen festgestellt werden. Alle gemessenen Kurven gehören demselben bimodalen Typ an, wie ihn Abb. 31 zeigt.

4 Polarisationsempfindlichkeit

Ueber die Eignung der Ocellen als e-Vektor-Detektoren sind die Meinungen geteilt. WELLINGTON (1974; vergl. auch IV, Abschnitt 6.2) kommt aufgrund von Verhaltensversuchen zum Schluss, dass Hummeln polarisiertes Himmelslicht mit Hilfe ihrer Ocellen wahrnehmen und analysieren können. KRAL (1978) hat aber anatomische Strukturen gefunden, die mindestens den Bienenocellus für eine solche Aufgabe als wenig geeignet erscheinen lassen (zufällig orientierte Rhabdomplatten; vergl. I, Abschnitt 2). Auch die starke Konvergenz von 100 Rezeptoren auf ein grosses Sekundärneuron (TOH und KUWABARA, 1974) scheint eine Weitergabe der Polarisationsinformation ans Zentralnervensystem auszuschliessen oder mindestens zu erschweren.

4.1 Polarisationsempfindlichkeit im ERG

Wie erwartet, zeigen die ERG-Messwerte keine Abhängigkeit von der Schwingungsrichtung des einfallenden Lichtes. Diese Messwerte sind trotzdem von Bedeutung, weil sie als Blindprobe für die Polarisationsmessungen an den Rezeptoren dienen können. Insbesondere zeigen sie, dass die verwendete Polarisationsfolie allein keine winkelperiodischen Helligkeitsmodulationen des

Reizlichtes verursacht.

4.2 _Polarisationsempfindlichkeit_der_Rezeptoren_von_Apis_und_Cataglyphis

Die Histogramme in Abb. 32 zeigen die Verteilung der gefundenen PS - Werte (zur Terminologie vergl. II, Abschnitt 8) von 11 UV-Rezeptoren und 11 Blaugrün-Rezeptoren der Honigbiene (A) sowie von 7 (UV-) Rezeptoren der Wüstenameise Cataglyphis (B). In Tab. 2 sind die Messwerte im einzelnen aufgeführt.

Während die Blaugrün-Rezeptoren kaum oder gar nicht polarisationsempfindlich zu sein scheinen (PS - Mittelwert: 1,7 +/- 0,6), zeigen die PS - Werte der UV-Rezeptoren sowohl bei der Biene (Mittel: 4,7 +/- 2,5) als auch bei der Ameise (Mittel: 3,1 +/- 2,3) eine breite Streuung von 1 bis maximal 9,4.

Die in Tab. 2 aufgeführten $\bar{\Phi}_{\max}$ - Werte sind in Abb. 34 graphisch veranschaulicht. Während die Daten von Cataglyphis für eine Beurteilung nicht ausreichen, sind die $\bar{\Phi}_{\max}$ - Werte der Rezeptoren von Apis mehr oder weniger zufallsverteilt. Eine Vorzugsrichtung ist nicht auszumachen. Dieser Befund steht in Einklang mit der erwähnten Zufallsorientierung der Rhabdomplatten, wie sie KRAL (1978) gefunden hat.

4.3 _Polarisationsempfindlichkeit_der_Sekundärneuronen_von_Apis

Wie Abb. 33 deutlich macht, liegen die PS - Werte der Sekundärneuronen unerwarteterweise nur wenig unter den entsprechenden

Werten der Rezeptoren (Abb. 32A). Die Daten aller 16 untersuchten Zellen sind in Tab. 3 zusammengefasst. Der PS - Wert beträgt im Mittel $3,7 \pm 2,9$. Vier Kontrollmessungen mit blaugrünem Licht ergaben für die gleichen Zellen eine Polarisationsempfindlichkeit von $1,5 \pm 0,3$. Dieser Unterschied war zu erwarten, sind doch auch die vorgeschalteten Blaugrün-Rezeptoren kaum polarisationsempfindlich (Abb. 32A).

Die Verteilung der $\Phi_{\max}$ - Werte zeigt Abb. 35. Danach scheinen Sekundärneuronen vor allem für senkrecht zum Horizont polarisiertes Licht empfindlich zu sein.

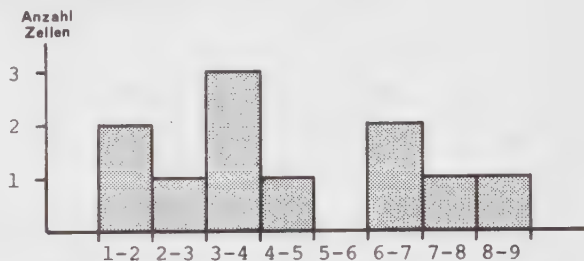
Abb. 32:

POLARISATIONSEMPFINDLICHKEIT DER REZEPTORZELLEN IN DER OCCELLENRETINA DER HONIGBIENE UND DER WUESTENAMEISE

A. HONIGBIENE (*APIS MELLIFERA*):

UV - Rezeptoren:

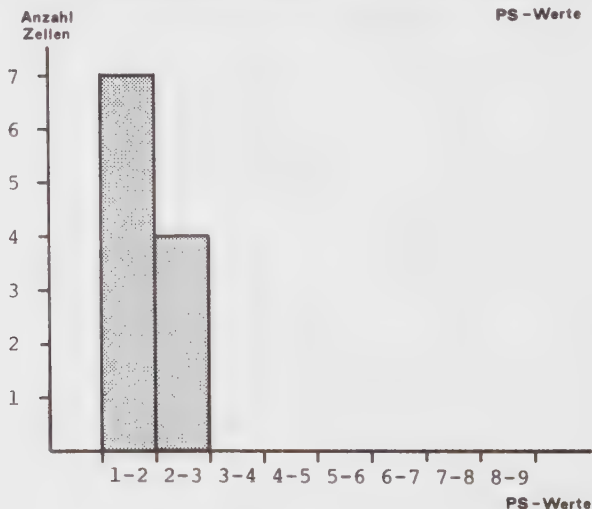
($\lambda_{\max} = 347\text{nm}$)



Blaugrün -

Rezeptoren:

($\lambda_{\max} = 482\text{nm}$)



B. WUESTENAMEISE (*CATAGLYPHIS BICOLOR*):

Rezeptoren:

($\lambda_{\max} = 347\text{nm}$)

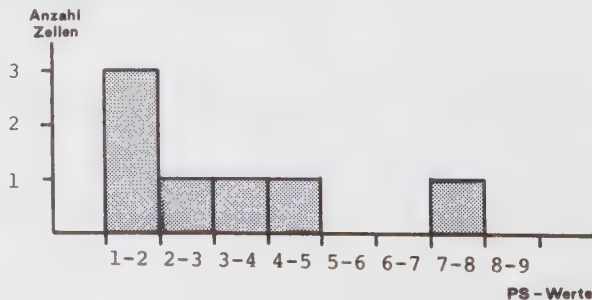
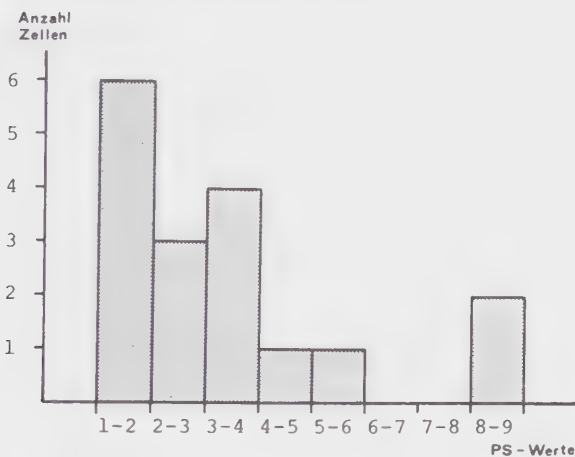


Abb. 33:

POLARISATIONSEMPFINDLICHKEIT DER SEKUNDAERNEURONE IM OCCELNERNV DER HONIGBIENE (*APIS MELLIFERA*)

Bei Messung im UV
(347nm):



Bei Messung im
Blaugrün (482nm):

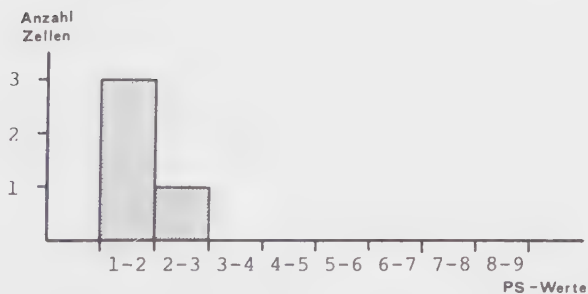


TABELLE 2

PS- und $\mathfrak{I}_{\max}$ -Werte der Rezeptoren im Ocellus
 von Apis und Cataglyphis

		PS-Werte	$\mathfrak{I}_{\max}$
<u>Apis:</u>	UV - Rezeptor	2,7	-
	"	7,0	+36°
	"	3,2	-18°
	"	7,4	-72°
	"	1,6	+54°
	"	6,4	-18°
	"	1,7	+75°
	"	3,7	0°
	"	3,7	+90°
	"	4,7	+36°
	"	9,4	-72°
	Blaugrün-Rezeptor	2,3	0°
	"	1,6	-
	"	2,2	0°
	"	1,0	-
	"	1,9	+18°
	"	2,9	+18°
	"	1,3	+80°
	"	1,0	-
	"	1,4	-
	"	1,2	-
	"	2,1	+90°
<u>Cataglyphis:</u>	UV - Rezeptor	1,0	-
	"	2,1	+90°
	"	3,8	+90°
	"	4,3	+90°
	"	1,7	0°
	"	7,4	+54°
	"	1,2	+54°

TABELLE 3

PS- und $\bar{\epsilon}_{\max}$ -Werte der Sekundärneurone im
Ocellennerv von *Apis mellifera*

PS im UV	PS im Blaugrün	$\bar{\epsilon}_{\max}$	Ocellus*
11,5	-	+17°	M
9,3	-	+25°	L
3,3	-	+42°	R
1,4	-	-31°	M
1,3	-	+45°	M
3,4	-	-18°	M
4,1	1,4	0°	M
5,7	1,3	+14°	R
2,9	2,0	+32°	R
1,9		+23°	R
1,6	-	+14°	R
1,8	-	-19°	M
3,6	-	-10°	M
1,5	-	-1°	M
3,7	1,4	0°	M
2,8	-	-36°	L

* L = Linker Ocellus, M = Mittlerer Ocellus

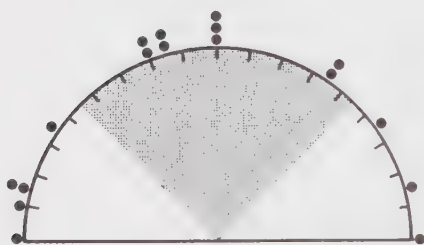
R = Rechter Ocellus

Legende zu Abb. 34 und 35:

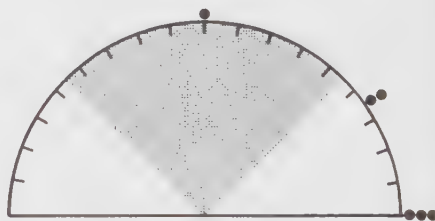
Die Darstellungen zeigen die Vorzugsrichtungen ($\bar{\epsilon}_{\max}$) der polarisationsempfindlichen Rezeptoren und Sekundärneuronen. Ein Punkt oben auf den Halbkreisen bezeichnet beispielsweise eine Zelle, die bevorzugt auf senkrecht zum Horizont polarisiertes Licht anspricht. Die schraffierten Sektoren bezeichnen die Bereiche von mehr als 45 Grad Neigung (relativ zum Horizont).

Abb. 34:

VERTEILUNG DER $\phi_{\max}$ - WERTE BEI POLARISATIONSEMPFINDLICHEN
REZEPTOREN DER OCELLENRETINA



Apis mellifera

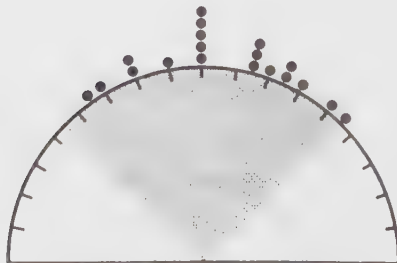


Cataglyphis bicolor

Legende siehe Seite 69

Abb. 35:

VERTEILUNG DER $\phi_{\max}$ - WERTE BEI POLARISATIONSEMPFINDLICHEN
SEKUNDAERNEURONEN IM OCELLENERV



Apis mellifera

Legende siehe Seite 69

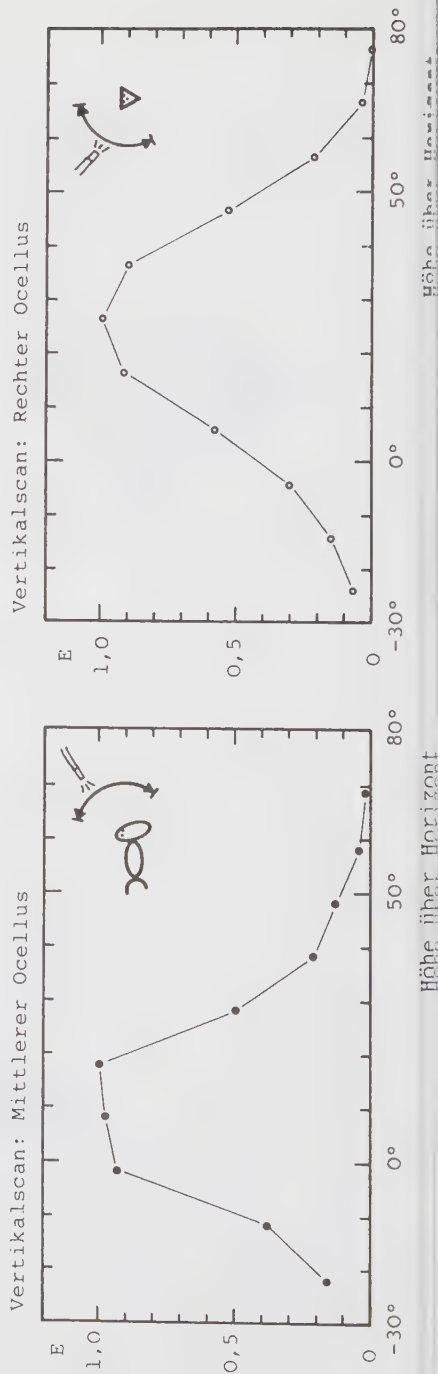
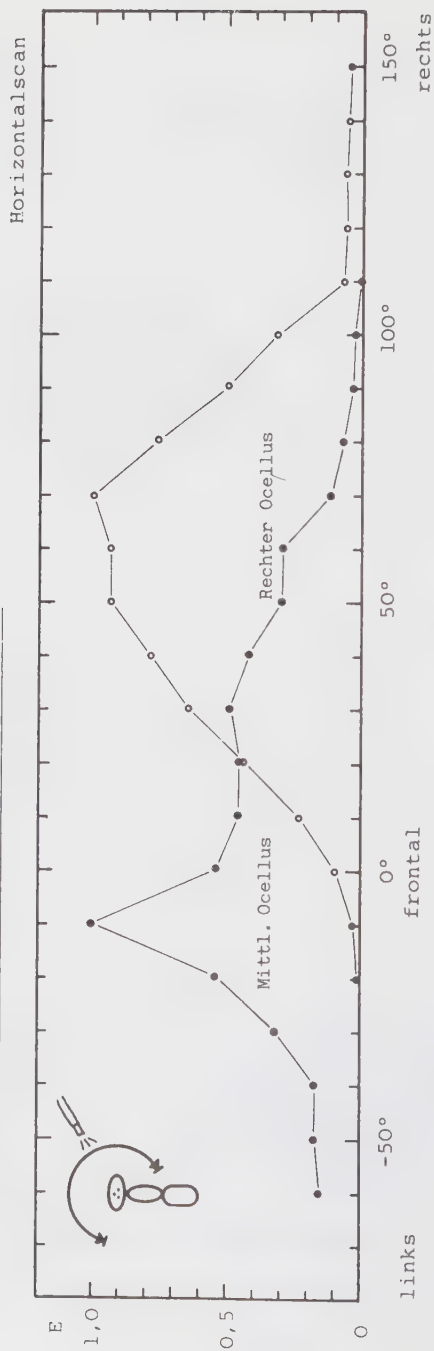
5 Sehfelder

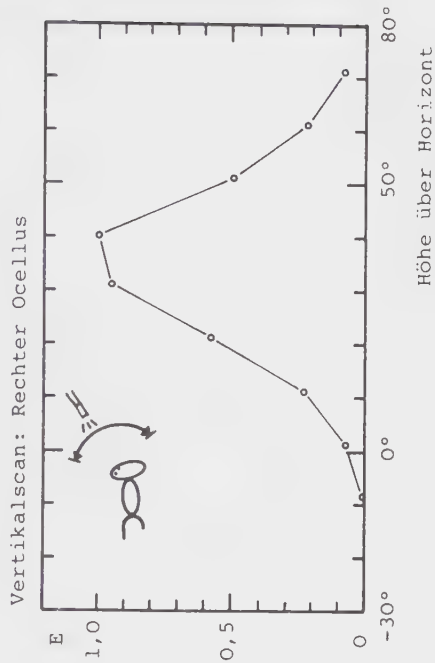
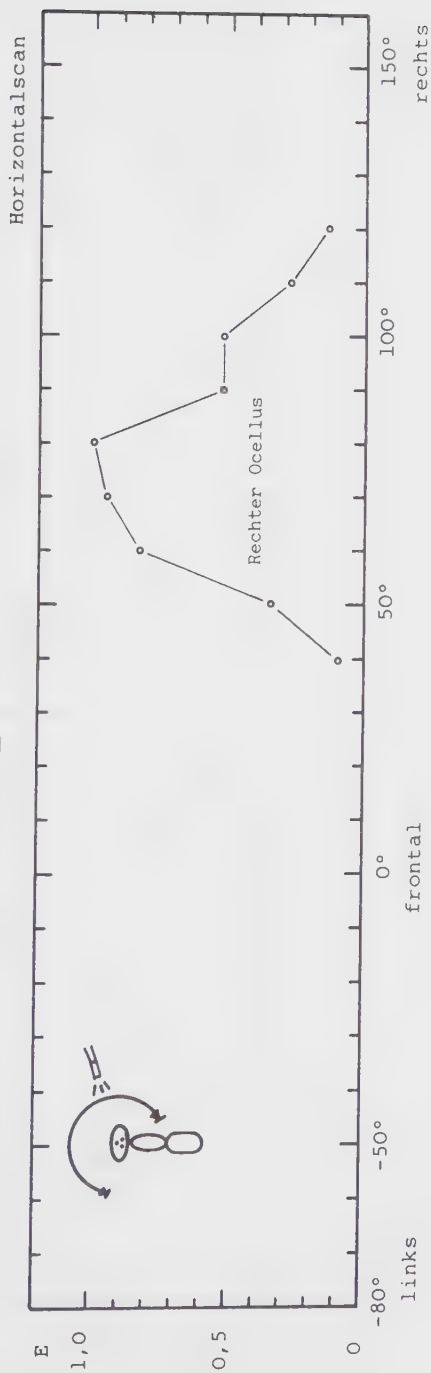
Ueber die Sehfelder der Insektenocellen gibt es nur sehr wenige Untersuchungen. DEMOLL und SCHEURING (1912) haben bei einer Reihe von Arten Spiegelungen vorgenommen. Sie bestimmten die Raumwinkel, aus denen das leuchtende Tapetum der Ocellen sichtbar ist, und bezeichneten den so umgrenzten Bereich als Sehfeld. Die physiologische Relevanz solcher Messungen ist jedoch zweifelhaft, betreffen sie doch nur den optischen Teil des Ocellensystems. Nach eigenen Beobachtungen braucht aber die optische Ausrichtung eines Ocellus und sein physiologisch bestimmtes Sehfeld nicht übereinzustimmen.

5.1 _ Sehfelder aus ERG-Messungen

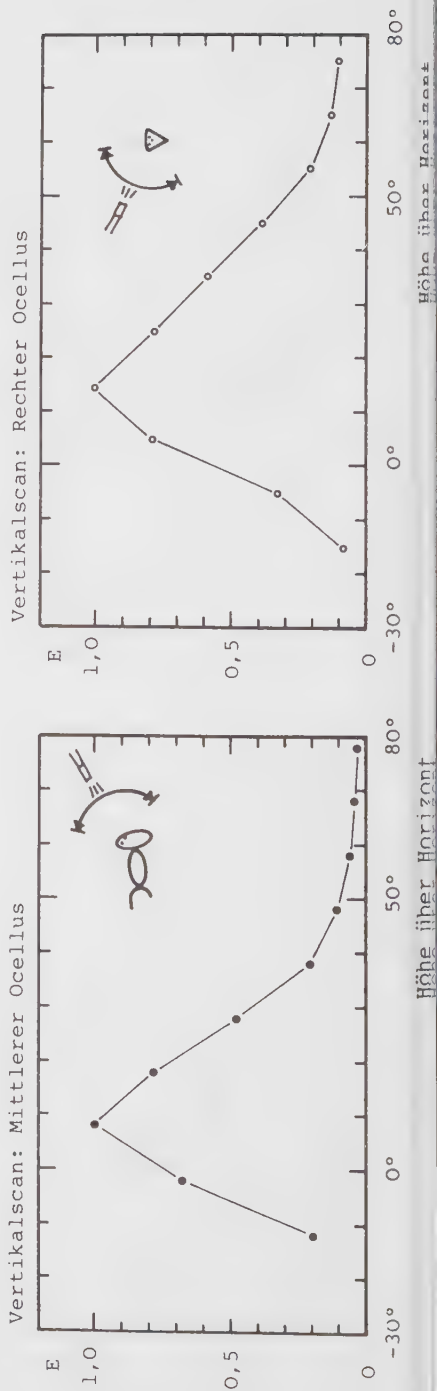
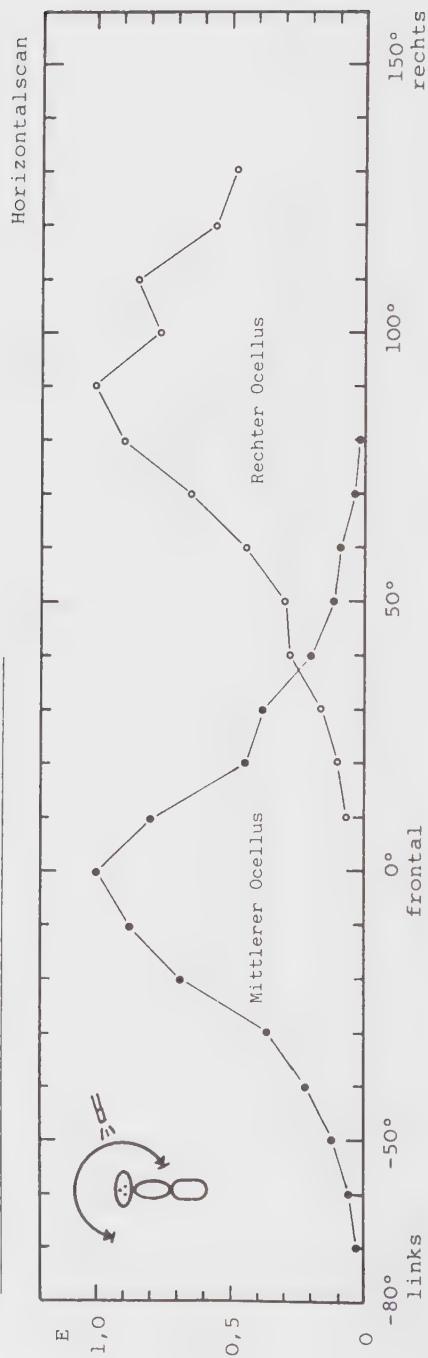
Bei insgesamt 16 Insektenarten wurden die ERG-Sehfelder in Horizontal- und Vertikalrichtung durchgemessen (zur Methode: vergl. II, Abschnitt 1). Die Abb. 36-51 zeigen die so gewonnenen Richtungsempfindlichkeitskurven. Streuungen sind nur angegeben, wo Messungen von mehr als zwei Tieren vorliegen. In Tab. 4 sind die wichtigsten Kurvencharakteristika zusammengefasst.

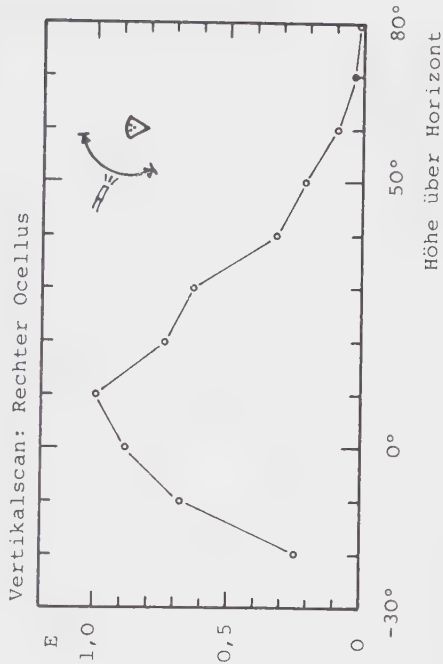
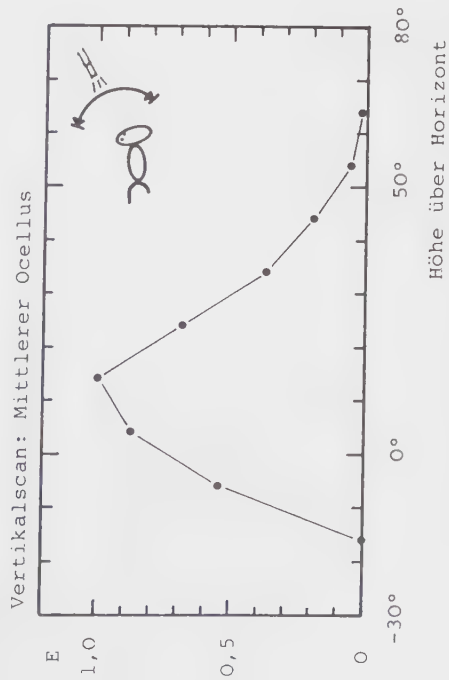
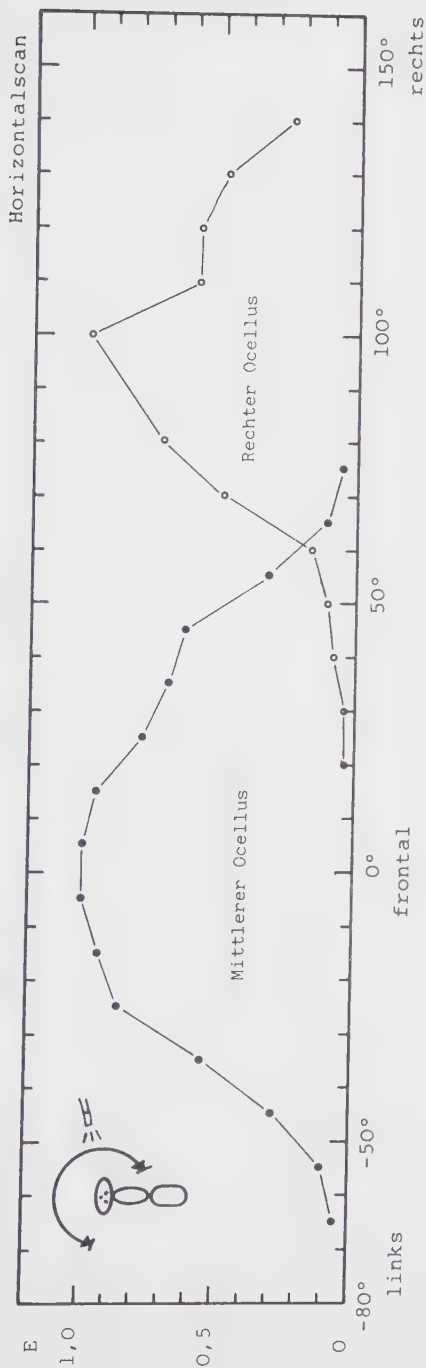
Die vertikale Ausrichtung des Sehfeldes hängt im Falle des mittleren Ocellus eines Tieres von der natürlichen Kopfstellung ab. Diese ist jedoch nur bei der Honigbiene und bei Cataglyphis mit einiger Genauigkeit bekannt. Für die Darstellungen in den Abb. 36-51 wurde deshalb dieser Parameter geschätzt: In den meisten Fällen wurde eine Kopfneigung von 30 Grad gegen die Vertikale angenommen. Die Gradangaben auf der Abszisse der



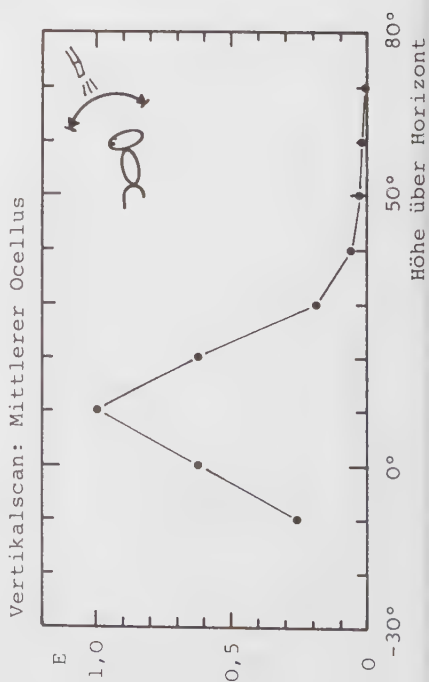
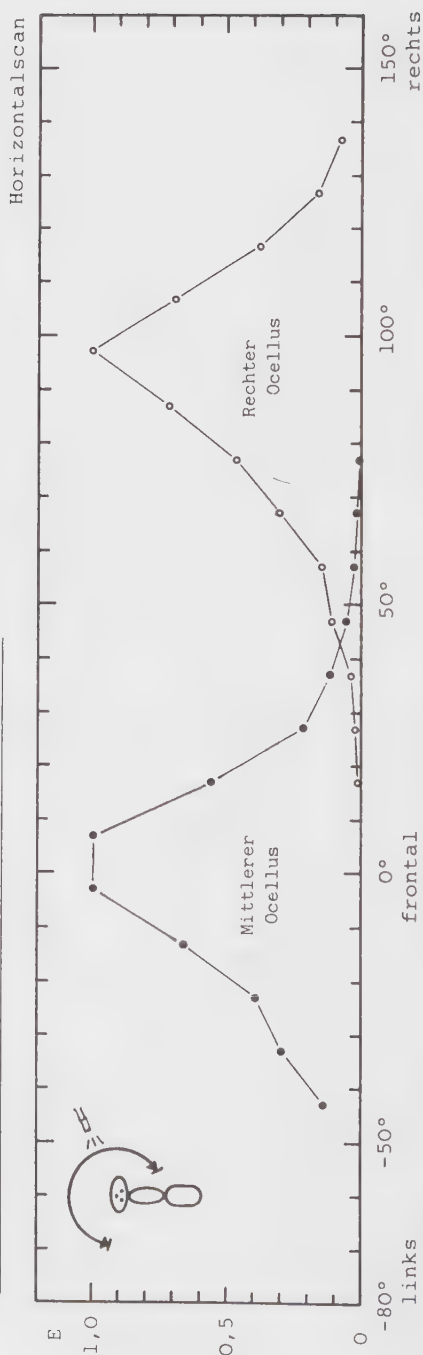


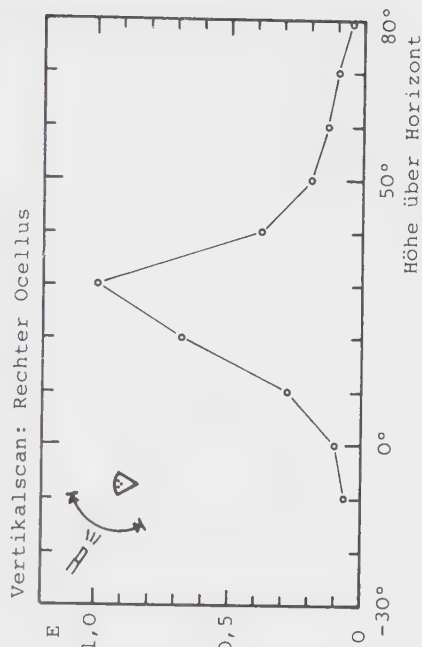
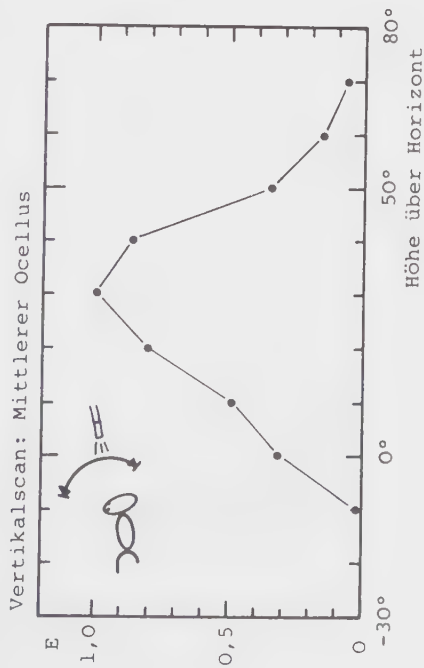
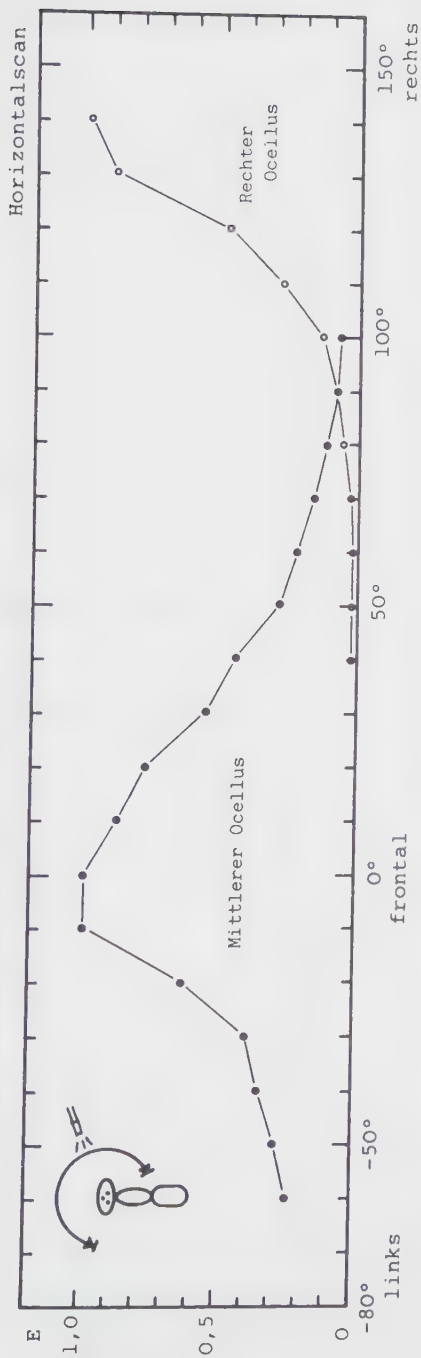
ERG URO CERUS GIGAS (HYMENOPTERA) ♂: SEHFELDER

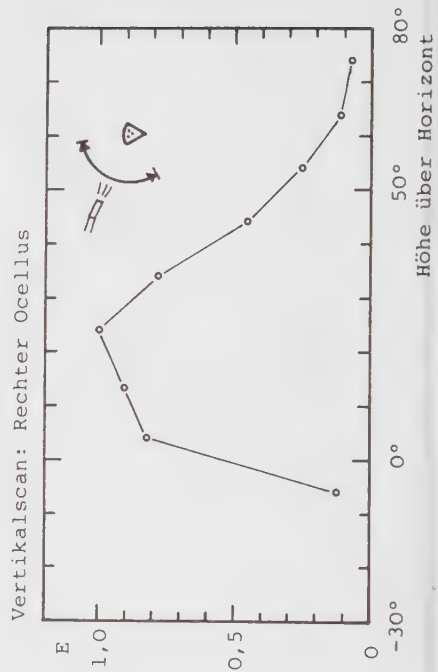
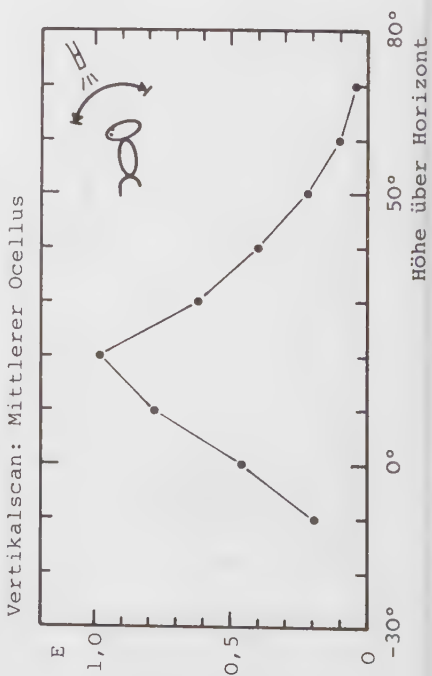
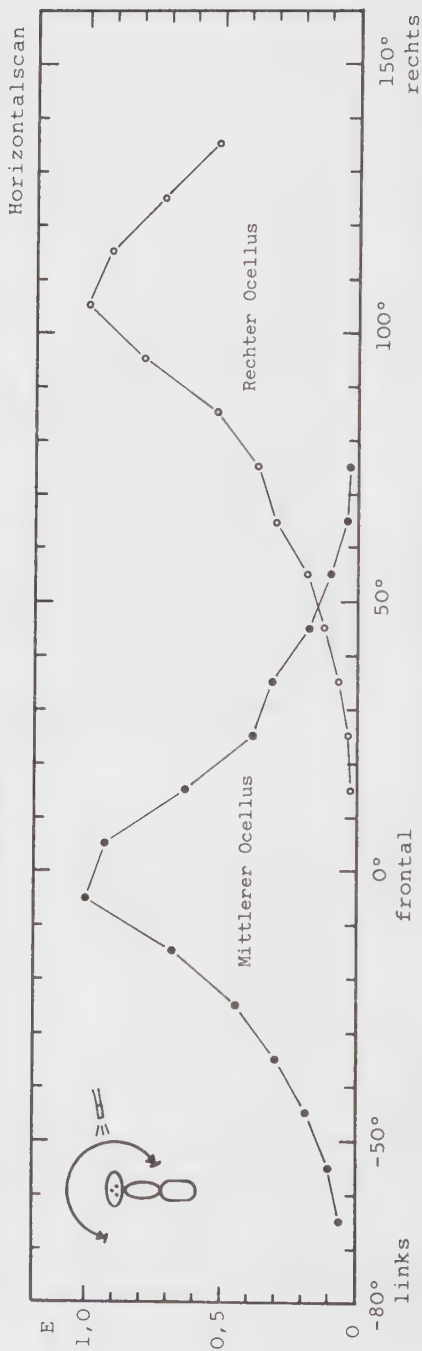


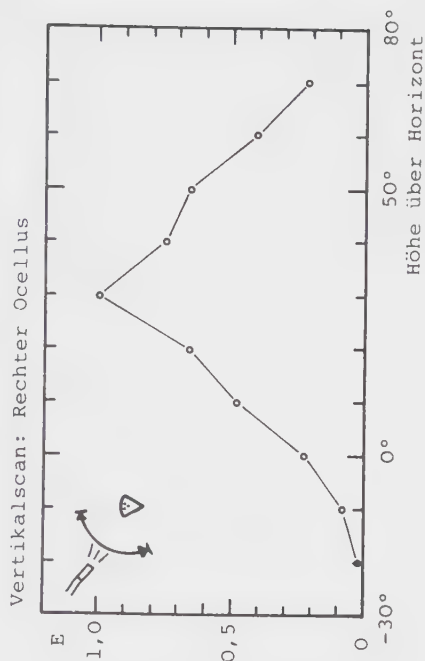
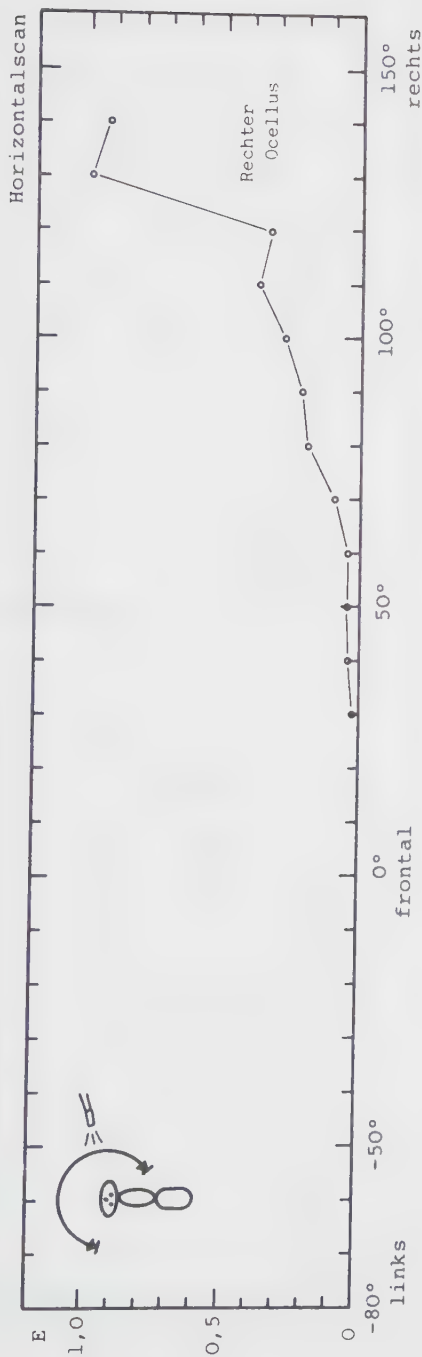


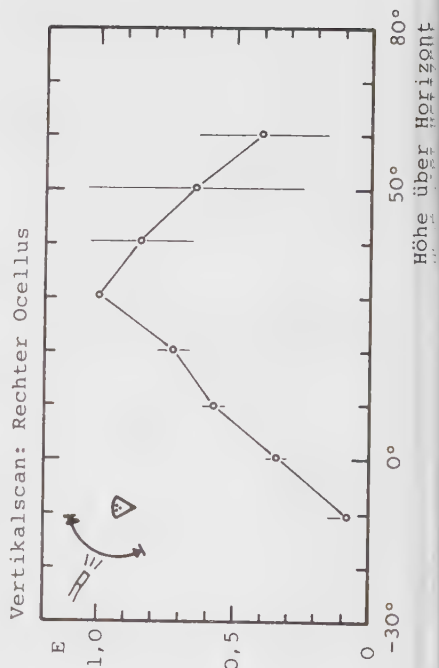
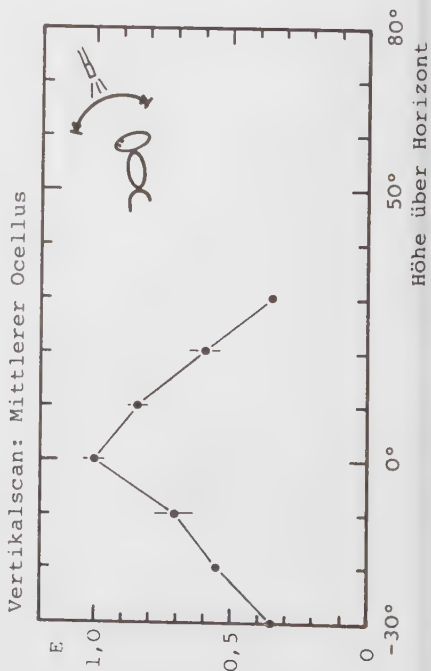
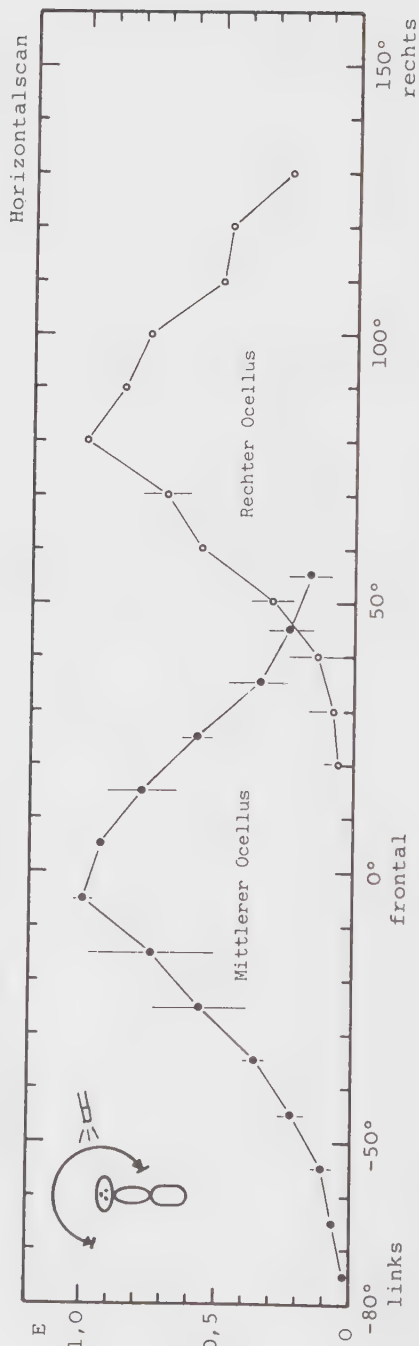
ERG ICHNEUMONINAE SPEC. (HYMENOPTERA): SEHFELDER

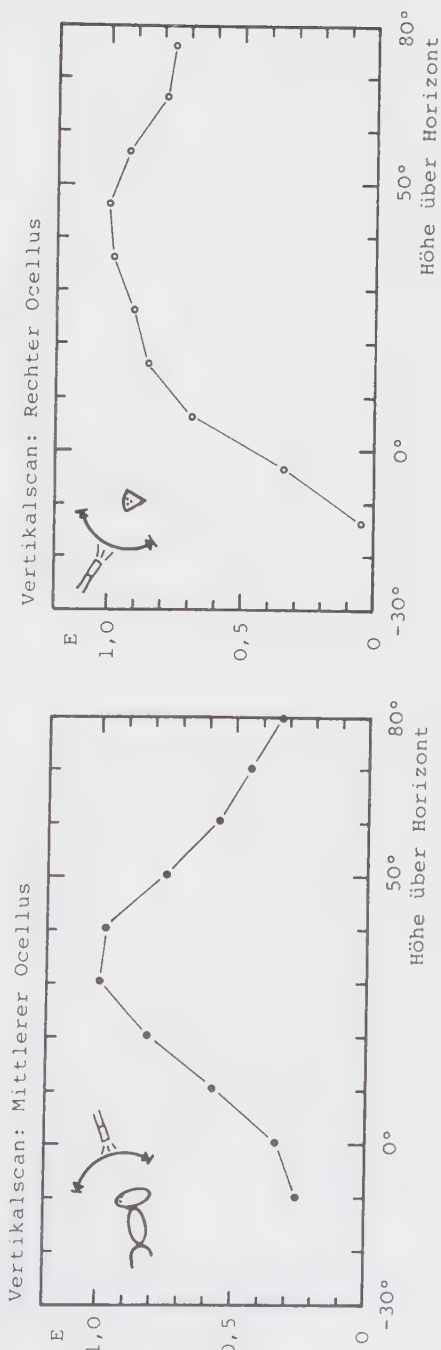
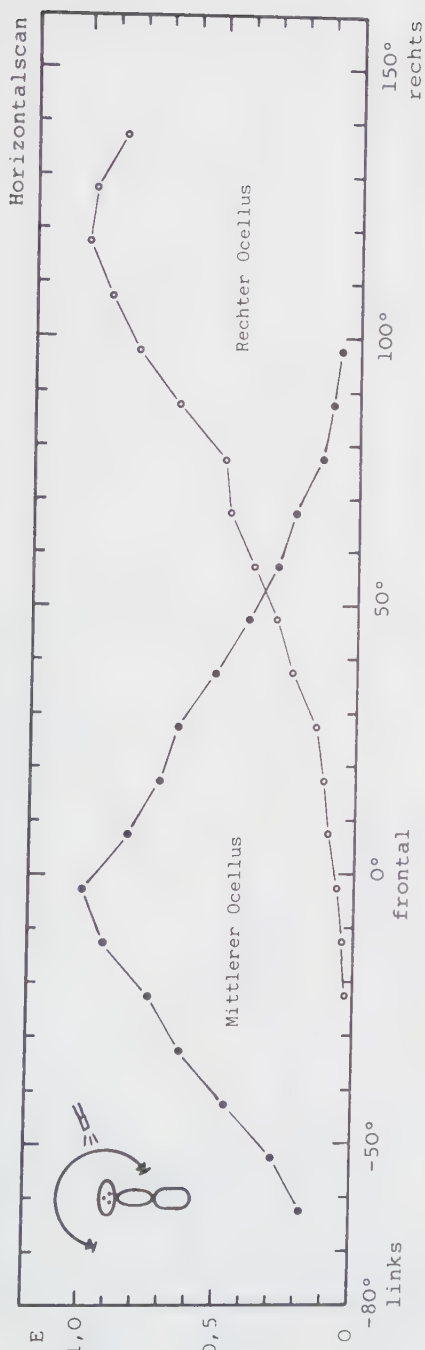


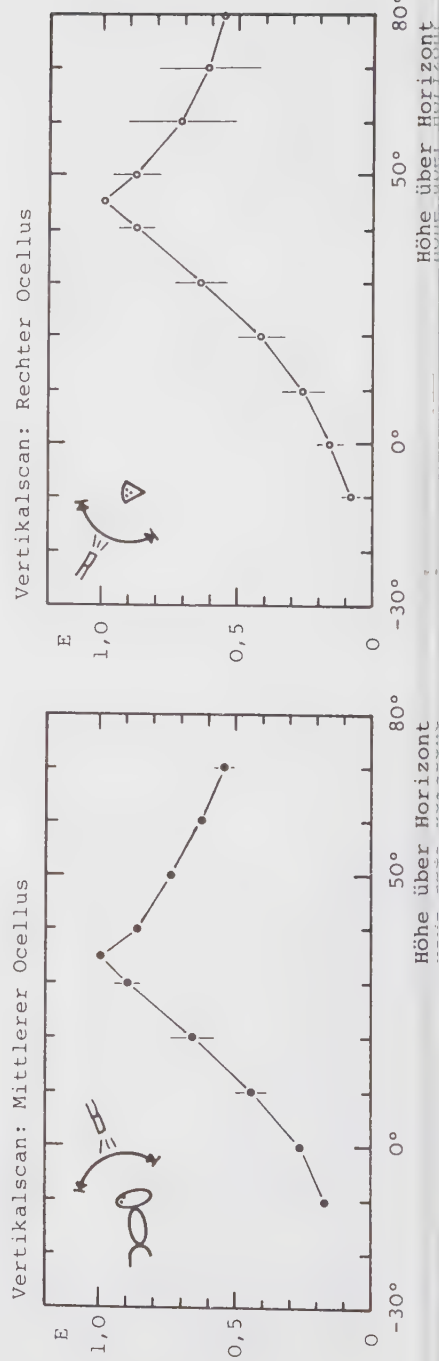
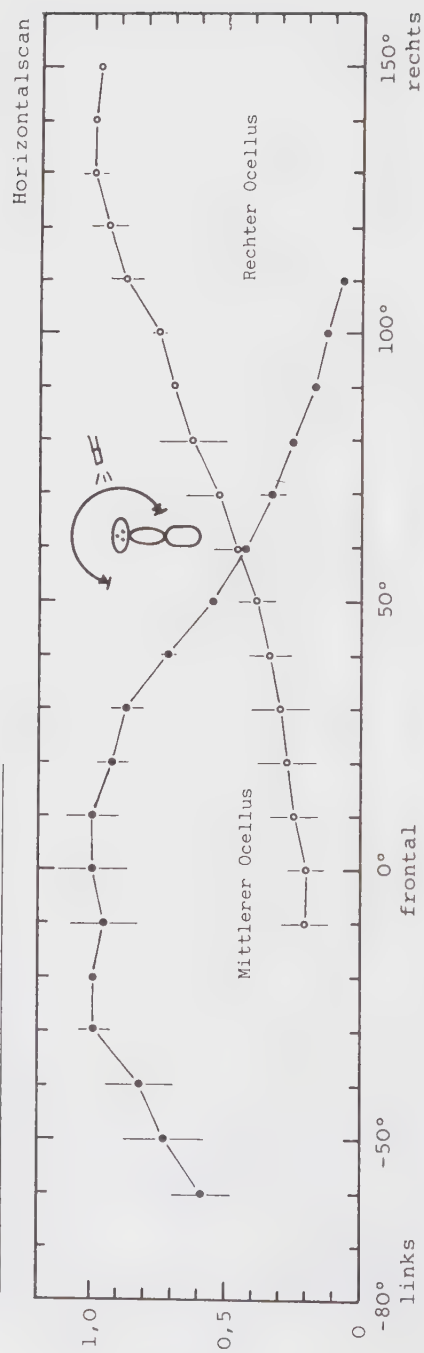


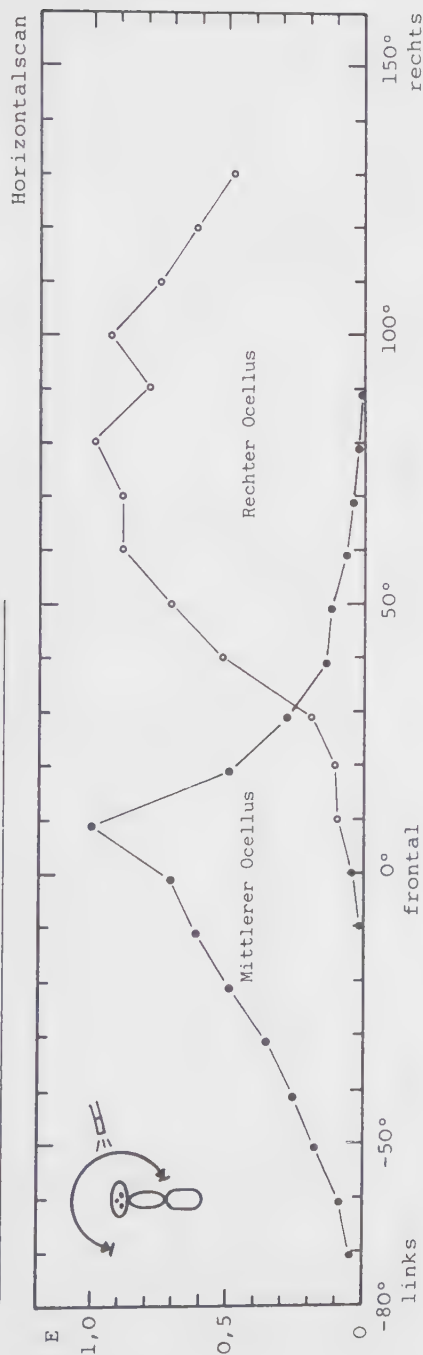




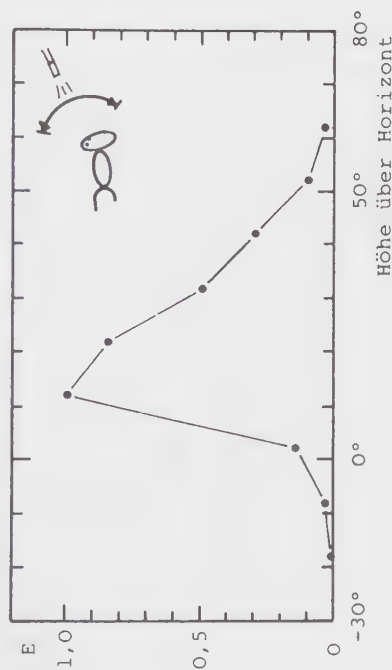




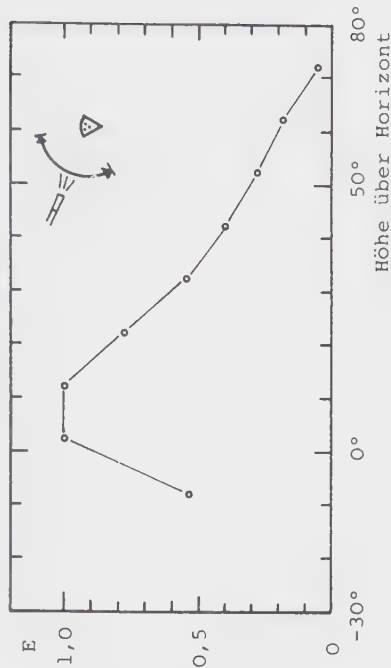




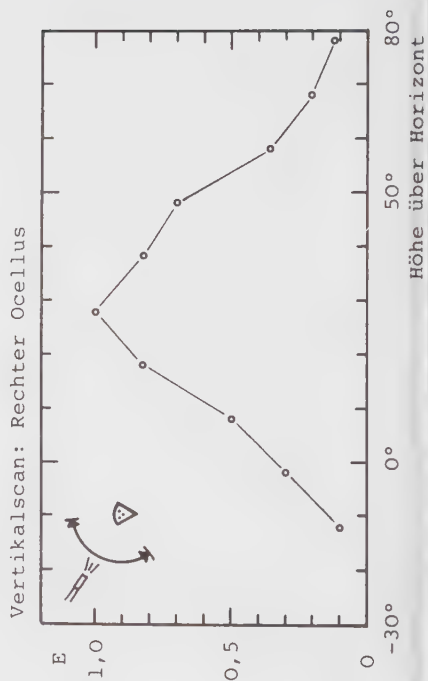
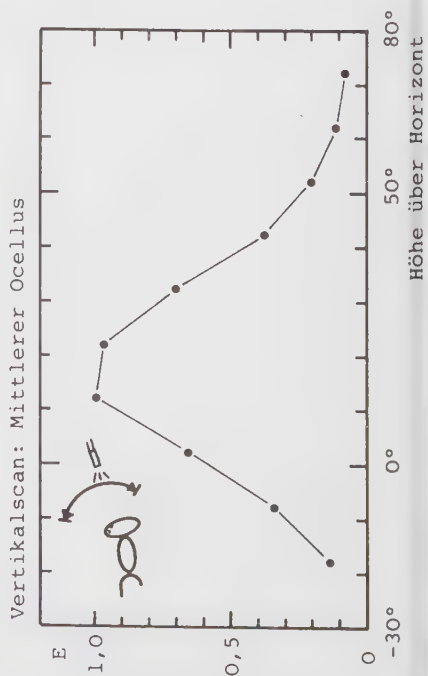
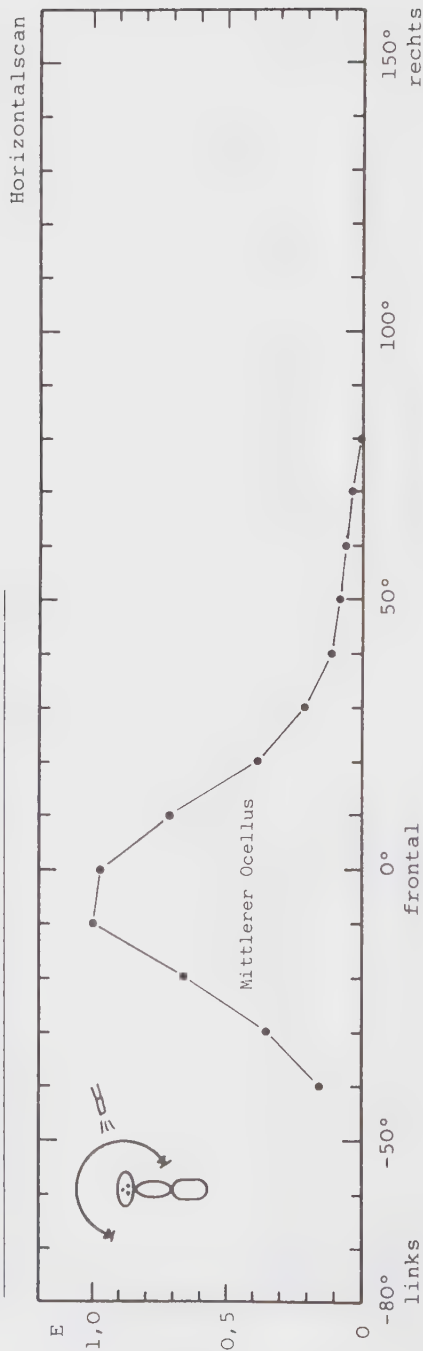
Vertikalscan: Mittlerer Ocellus

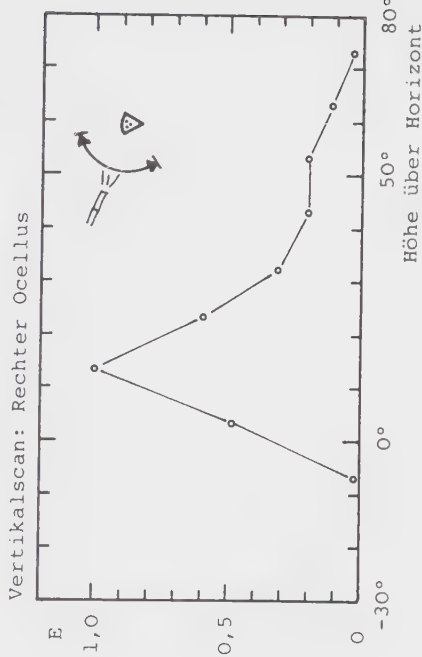
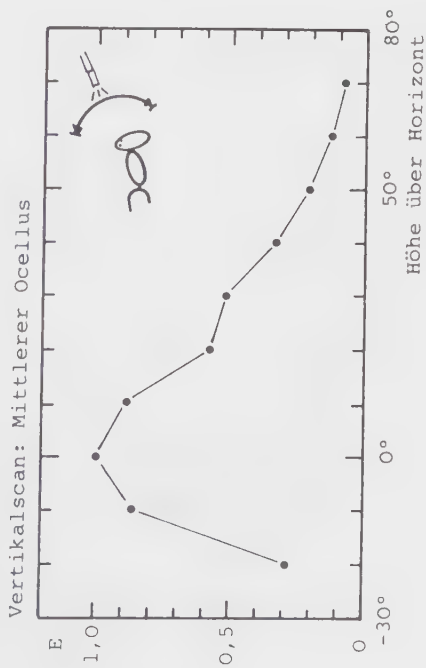
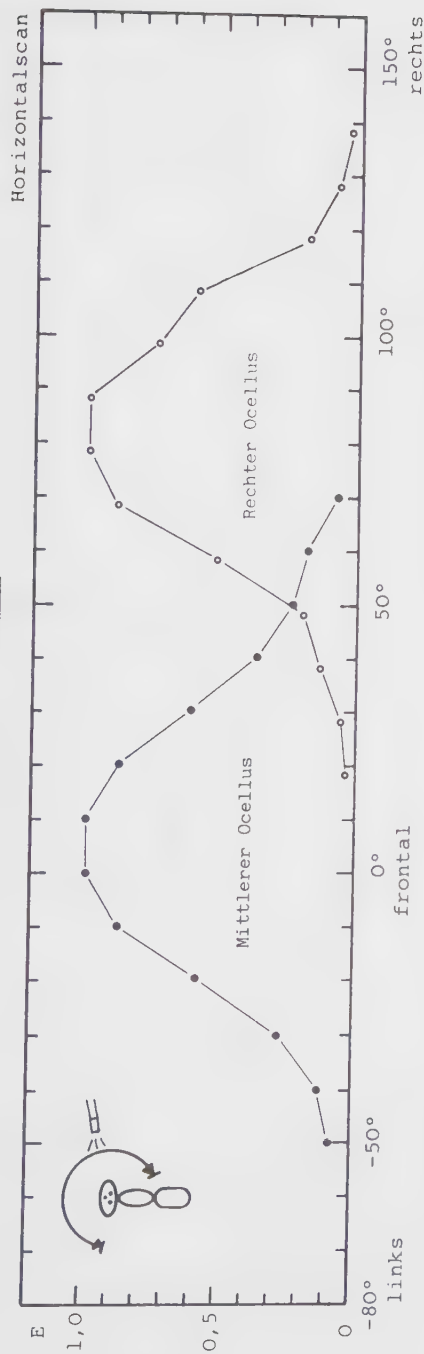


Vertikalscan: Rechter Ocellus

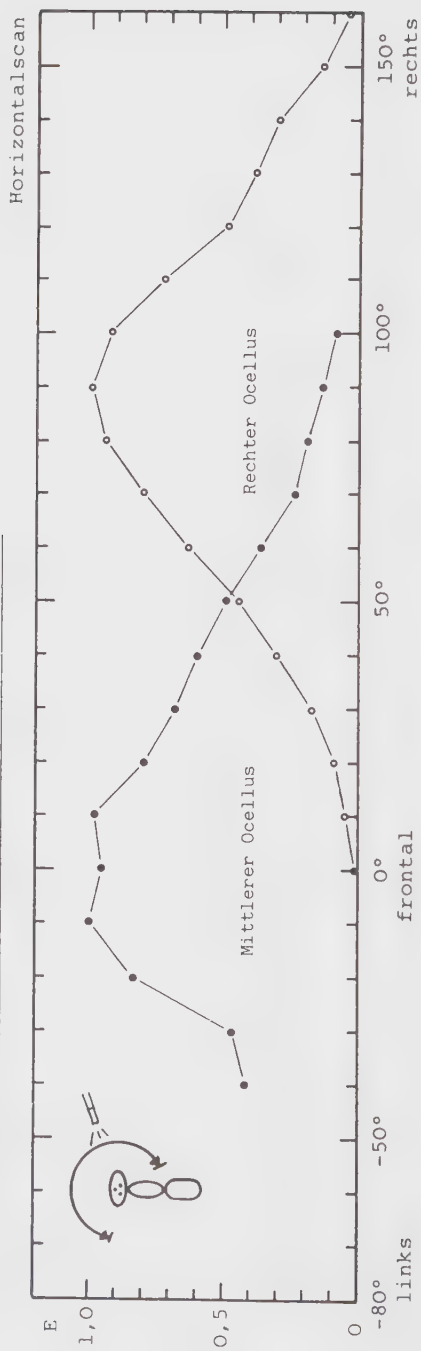


ERG HALICTUS SPEC. (HYMENOPTERA, APOIDEA): SEHFELDER

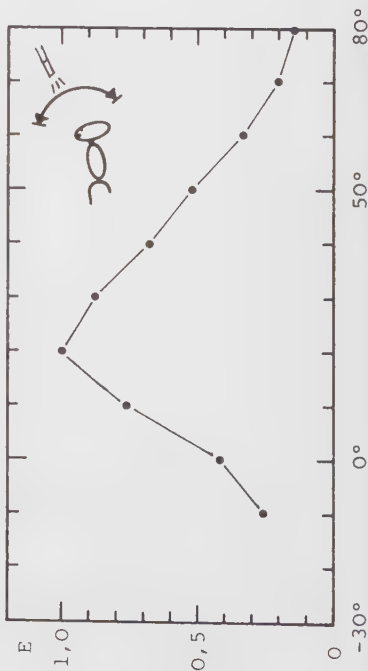




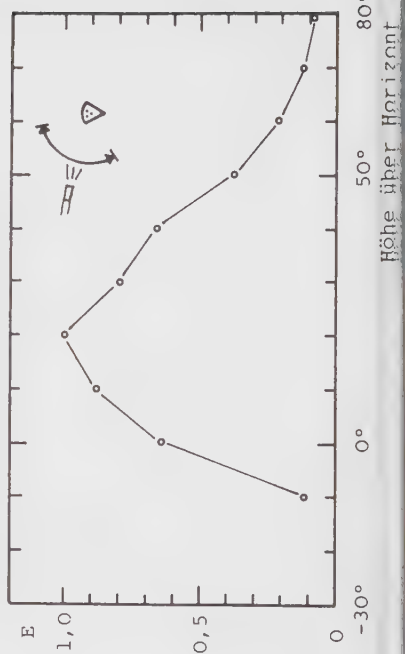
ERG BOMBUS TERRESTRIS (HYMENOPTERA, APOIDEA): SEHFELDER

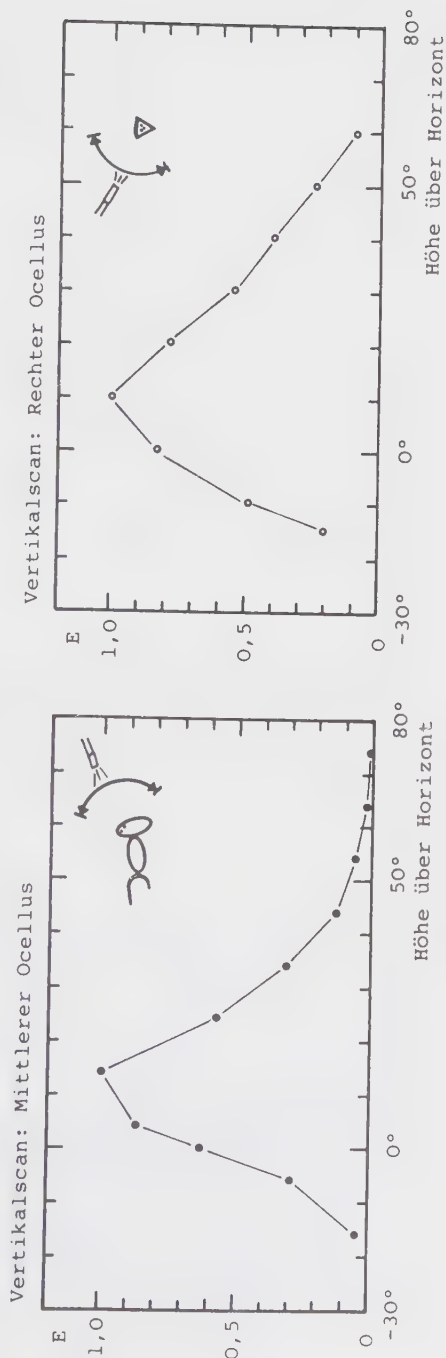
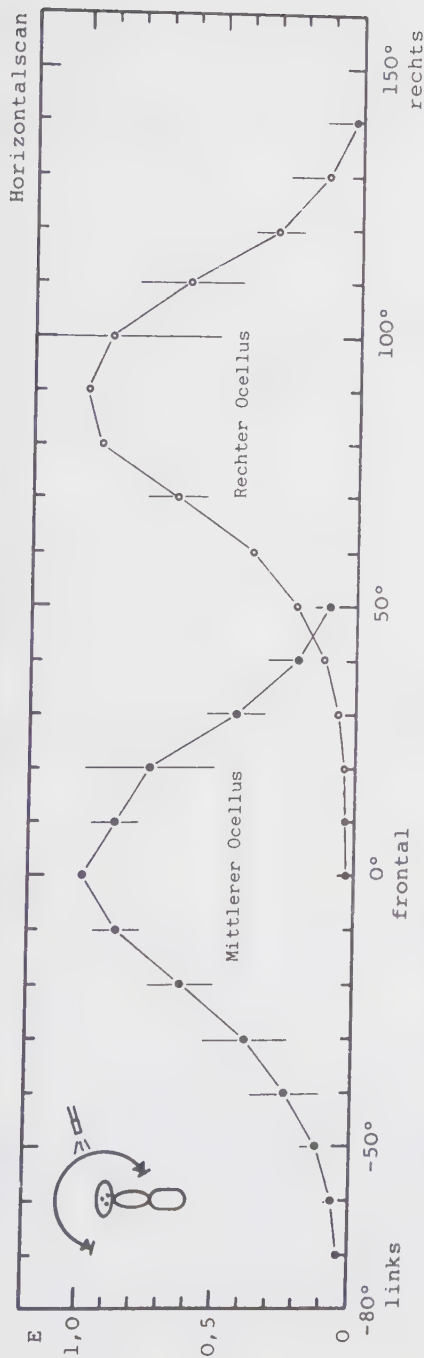


Vertikalscan: Mittlerer Ocellus



Vertikalscan: Rechter Ocellus





entsprechenden Darstellungen ("Vertikalscan: Mittlerer Ocellus", jeweils links unten) sind also mit einer gewissen Unsicherheit belastet und wurden deshalb nicht in Tab. 4 aufgenommen.

Alle untersuchten Arten besitzen drei Ocellen. Aus räumlichen Gründen war es jedoch nicht möglich, vom linken Ocellus abzuleiten. Es darf aber mit einiger Sicherheit angenommen werden, dass dieser das symmetrische Gegenstück zum rechten Ocellus darstellt (Messungen an Sekundärneuronen, die von allen drei Ocellen stammen, bestätigen diese Symmetrie). In Abb. 52 ist deshalb versucht worden, das Gesamtsehfeld aller drei Ocellen in der Horizontalebene durch Ergänzung des linken Ocellus zu rekonstruieren. Aus den Kreisdiagrammen lassen sich anhand der schraffierten Flächen für jede Himmelsrichtung die relativen Empfindlichkeitswerte für die Ocellensehfelder heraus lesen. Wo die umschreibenden Kreise berührt werden, liegen die Empfindlichkeitsmaxima der einzelnen Ocellen.

Die ERG-Sehfelder der meisten untersuchten Insekten haben Halbwertsbreiten um 50 Grad (horizontal) und ca. 40 Grad (vertikal). Grosse Abweichungen nach unten und oben kommen aber vor. So scheinen die Vespoidea überdurchschnittlich ausgedehnte Sehfelder zu besitzen (besonders gut sichtbar in Abb. 52), die sich auch ausserordentlich stark überlappen. Wenn man das gesamte Ocellensehfeld von Paravespula dreidimensional rekonstruieren wollte, würde es mehr oder weniger die ganze Himmelskuppel ausfüllen, während die Empfindlichkeit unter der Horizontlinie sehr rasch auf Null abfällt. Demgegenüber haben die

TABELLE 4

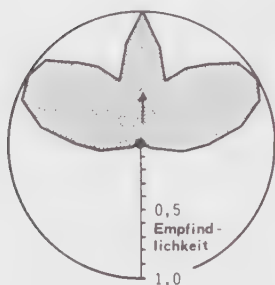
Charakteristika der Richtungsempfindlichkeitskurven aus ERG - Messungen

VERSUCHSTIER	HALBWERTSBEITE				Peakhöhe des rechten Ocellus über Horizont *	Divergenz zwischen den opt. Achsen des mittlere- ren und rech- ten Ocellus
	Horizontalscan		Vertikalscan			
	Mittl. Oc.	Rechter Oc.	Mittl. Oc.	Rechter Oc.		
	Mittl. Oc.	Rechter Oc.	Mittl. Oc.	Rechter Oc.		
Potamanthus luteus	27°	68°	38°	44°	26°	60°
Calliphora erythrocephala	-	48°	-	32°	40°	80°
Urocerus gigas	45°	64°	33°	40°	15°	90°
Tenthredo arcuatus	86°	50°	37°	48°	10°	90°
Ichneumoninae sp.	38°	35°	26°	-	-	97°
Ophion luteus	60°	(ca. 40°)	37°	23°	30°	140°
Camponotus ligniperda	43°	52°	35°	43°	20°	105°
Lasius niger	-	-	-	43°	30°	130°
Cataglyphis bicolor	56°	52°	47°	50°	30°	80°
Polistes gallicus	78°	80°	60°	90°	40°	120°
Paravespula germanica	119°	130°	65°	53°	45°	135°
Macropis sp.	39°	89°	30°	44°	10°	80°
Halictus sp.	41°	-	41°	46°	28°	-
Bombus agrorum	56°	54°	47°	24°	13°	80°
Bombus terrestris	78°	65°	48°	48°	20°	90°
Apis mellifera	53°	50°	29°	42°	10°	90°

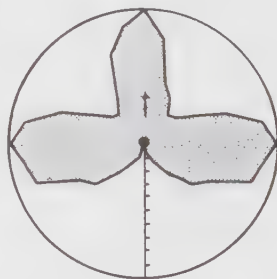
*) Für die entsprechende Angabe beim mittleren Ocellus müsste die natürliche Kopfneigung bekannt sein (Abschnitt 5.1)

GESAMTSEHFELD DER DREI OCELLEN IN DER HORIZONTALEBENE (ERG)

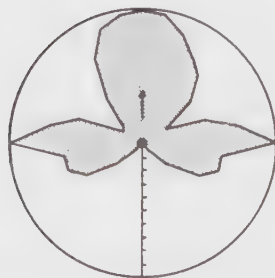
Die Pfeile nach oben bezeichnen die Frontalrichtung der Tiere (nähere Erläuterungen im Text: Seite 88).



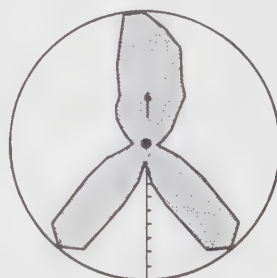
Potamanthus luteus
(Ephemeroptera)



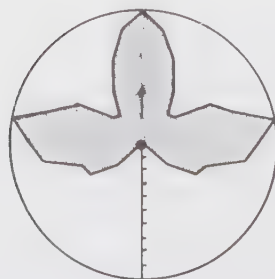
Urocetus gigas
(Hymenoptera, Siricoidea)



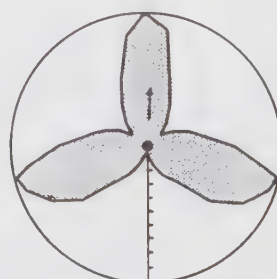
Tenthredo arcuatus
(Hymenopt., Tenthredinoidea)



Ophion luteus
(Hymenoptera, Ichneumonoidea)



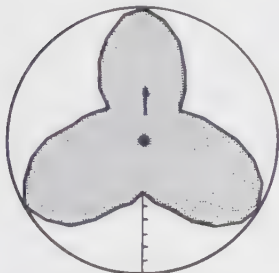
Cataglyphis bicolor
(Hymenoptera, Formicoidea)



Camponotus ligniperda
(Hymenoptera, Formicoidea)

GESAMTSEHFELD DER DREI OCELLEN IN DER HORIZONTALEBENE (ERG)

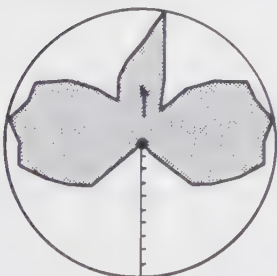
Die Pfeile nach oben bezeichnen die Frontalrichtung der Tiere (nähere Erläuterungen im Text: Seite 88).



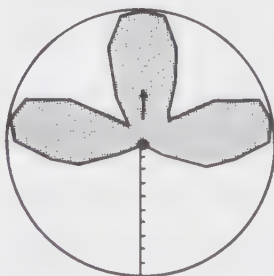
Polistes gallicus
(Hymenoptera, Vespoidea)



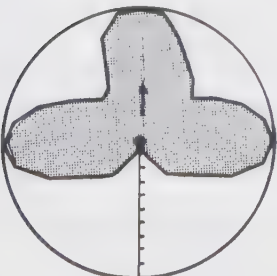
Paravespula germanica
(Hymenoptera, Vespoidea)



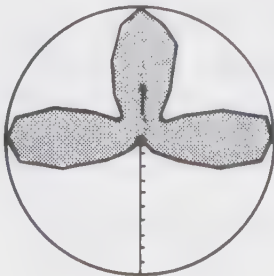
Macropis sp.
(Hymenoptera, Apoidea)



Bombus agrorum
(Hymenoptera, Apoidea)



Bombus terrestris
(Hymenoptera, Apoidea)



Apis mellifera
(Hymenoptera, Apoidea)

übrigen Sehfelder eher die Gestalt abgeflachter Keulen mit relativ geringer Ueberlappung.

Die Empfindlichkeitsmaxima der meisten Sehfelder weisen typischerweise schräg nach oben: etwa 10-30 Grad über den Horizont. Eine Ausnahme bilden wiederum die Wespen (Maximum 40-45 Grad über dem Horizont). Durch die Breite ihrer Sehfelder sind außer auch ihre Ocellen bis in den Horizontbereich empfindlich.

Der Winkel, den die Sehfeldmaxima des mittleren und des rechten Ocellus einschliessen, beträgt im allgemeinen etwa 90 Grad. Einzig Potamanthus (mit ca. 60 Grad), Ophion (mit ca. 140 Grad) sowie Polistes und Paravespula (ca. 120 Grad) weichen wesentlich davon ab. Auf diese Fälle soll in der Diskussion eingegangen werden (IV, Abschnitt 6.3).

5.2 Sehfelder der Rezeptoren von Apis und Cataglyphis

Bei 12 UV- und 9 Blaugrün-Rezeptoren der Honigbiene wurden die Sehfelder in Vertikalrichtung durchgemessen, bei 13 davon (6 UV- und 7 Blaugrün-Rezeptoren) auch in Horizontalrichtung. Die nach Spektralempfindlichkeit und drei Sehfeldtypen klassifizierten Resultate zeigen die Abb. 53-55. Die unteren Darstellungen in jeder Abb. zeigen jeweils die Resultate der Messungen in Vertikalrichtung, während darüber die Form der gleichen Sehfelder im Horizontalscan (falls gemessen) dargestellt ist.

Abb. 53: INTRAZELLULÄRE MESSUNGEN IN DER OCELLENRETINA DER HONIGBIENE: SEHFELDER VOM TYP I

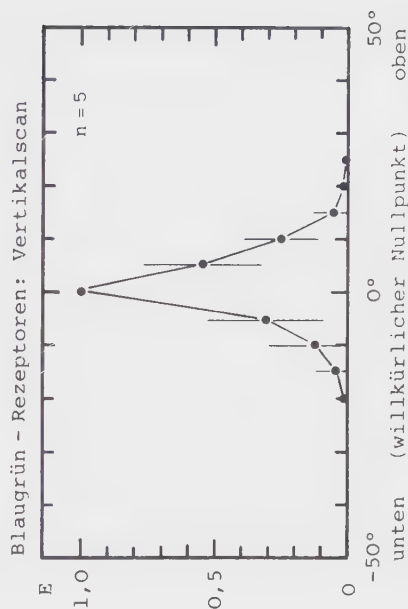
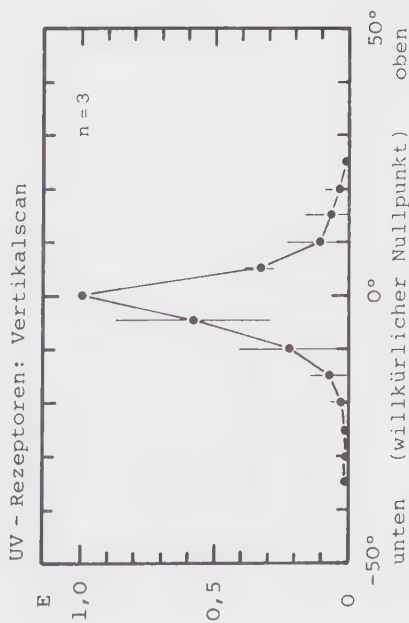
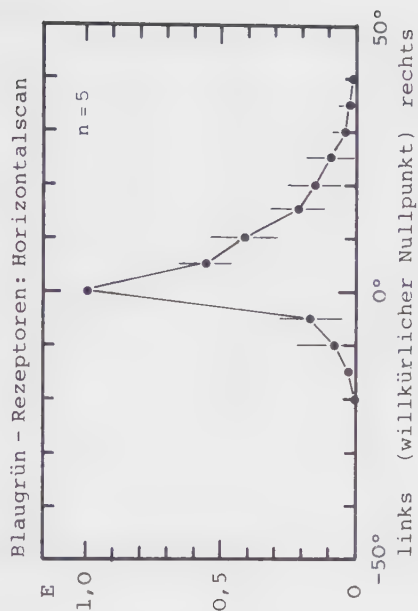
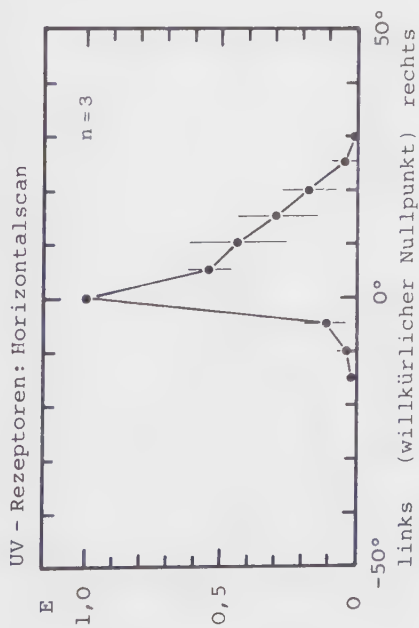


Abb. 54: INTRAZELLULÄRE MESSUNGEN IN DER OCCELLENRETINA DER HONIGBIENE: SEHFELDER VOM TYP II

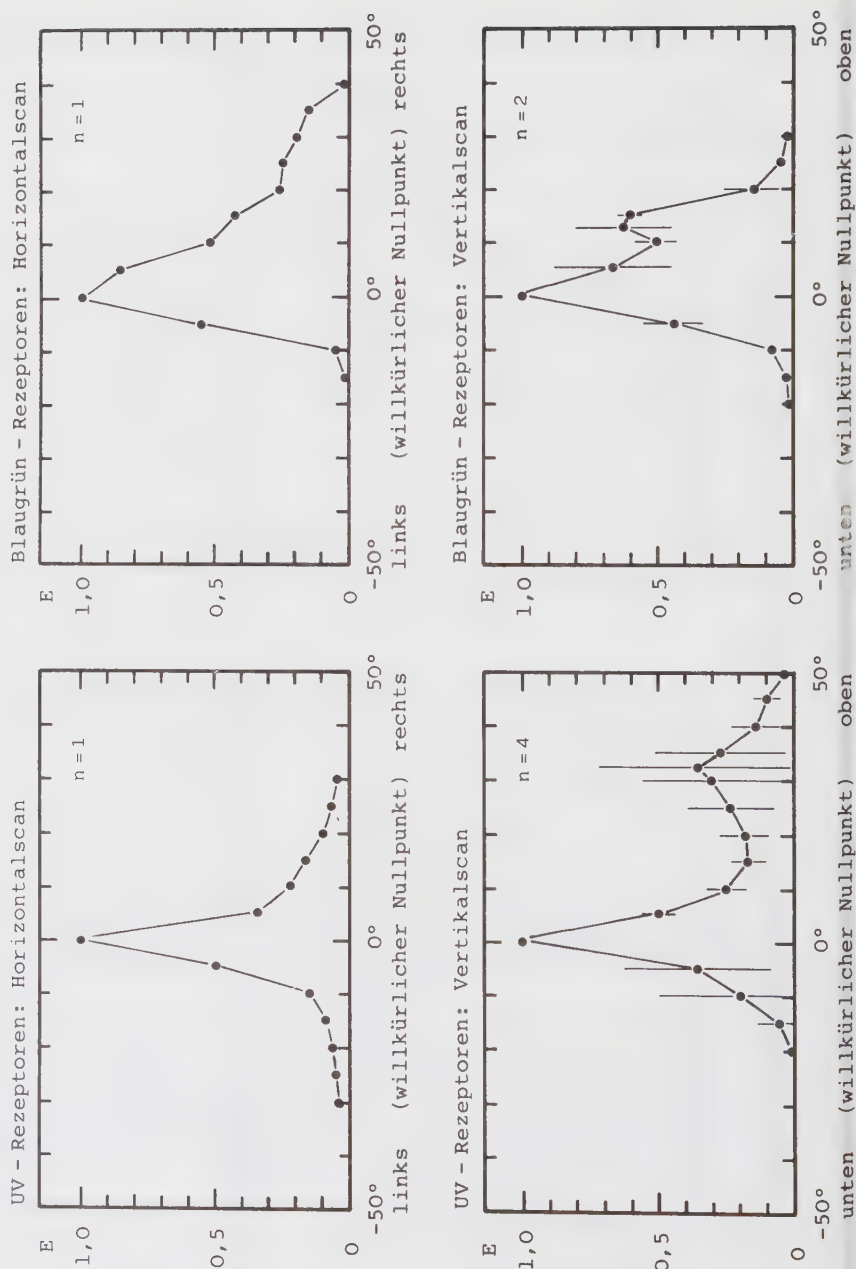


Abb. 55: INTRAZELLULÄRE MESSUNGEN IN DER OCELLENRETINA DER HONIGBIENE: SEHFELDER VOM TYP III

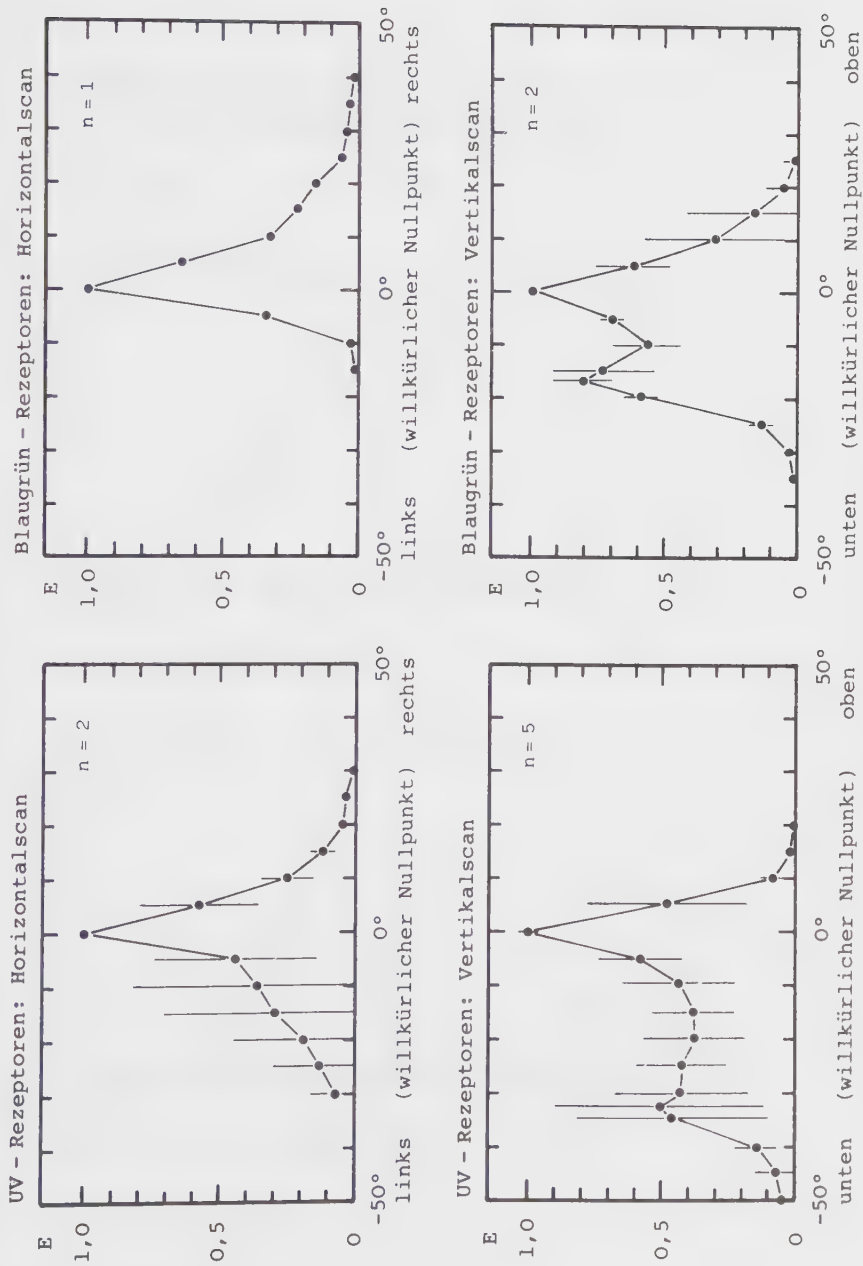


Abb. 56:

INTRAZELLULAERE MESSUNGEN IN DER OCELLENRETINA
DER AMEISE CATAGLYPHIS BICOLOR:

SEHFELDER

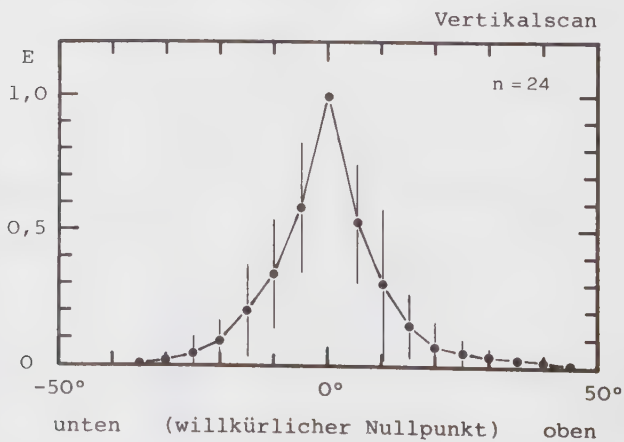
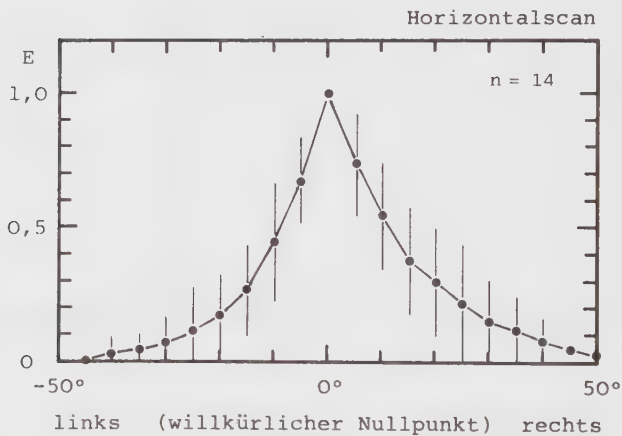
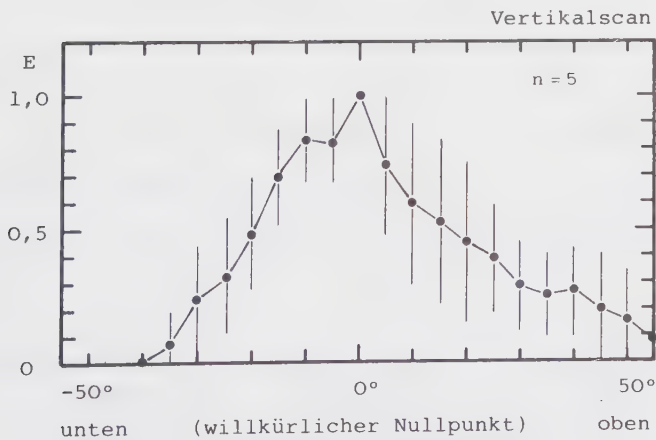
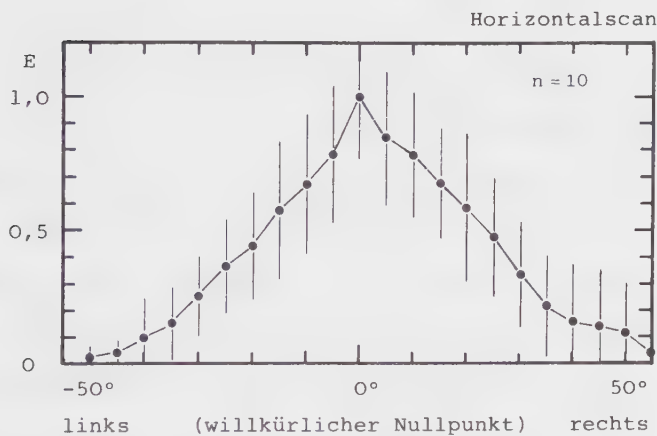


Abb. 57:

INTRAZELLULÄRE MESSUNGEN AN DEN SEKUNDÄRNEURONEN
IM OCCELLENNERV DER HONIGBIENE:

SEHFELDER



Bei den Messungen in horizontaler Richtung resultieren in allen 13 Fällen vergleichbare Sehfeldquerschnitte mit einer mittleren Halbwertsbreite von $12,3 \pm 5,0$ Grad. Alle diese Kurven sind eingipflig - auch bei jenen Sehfeldern, die im Vertikalscan eine zweigipflige Charakteristik aufweisen (Typen II und III: siehe unten).

Die Klassifizierung in drei Sehfeldtypen ergibt sich aus den Messungen in vertikaler Richtung:

Typ I: Die Sehfelder von insgesamt 8 (von 21) Zellen sind eingipflig mit einer Halbwertsbreite von $10,2 \pm 3,5$ Grad. Sehfelder vom Typ I, die von UV-Rezeptoren stammen, sind nicht von solchen der Blaugrün-Rezeptoren zu unterscheiden (Abb. 53).

Typen II und III: Insgesamt 13 (von 21) Zellen zeigen im Vertikalscan einen zweigipfligen Kurvenverlauf. Je nachdem, ob der höhere Gipfel unten oder oben liegt, werden diese Sehfelder als Typ II (Abb. 54) oder als Typ III (Abb. 55) bezeichnet. Zwischen Typ II und Typ III gibt es alle Uebergänge, aber genau gleiche Höhe weisen die beiden Gipfel nur in einem einzigen Fall auf. Die variable relative Höhe des jeweiligen Nebengipfels kommt in den hohen Streuungswerten zum Ausdruck. Was hier mit Typ II und Typ III bezeichnet wird, sind also eigentlich die beiden Hälften eines Kontinuums. Würde man alle Kurven dieser beiden Typen mitteln, erhielte man eine Mittelwertskurve mit zwei nahezu gleich hohen Gipfeln. Die Halbwertsbreiten der Einzelgipfel dieser zweigipfligen Sehfelder betragen $12,8 \pm 4,1$ Grad ($n = 9$) bei den UV-Rezeptoren und $12,2 \pm 3,0$ Grad

($n = 4$) bei den Blaugrün-Rezeptoren; sind also alle gleich breit. Deutlich unterschiedlich sind aber die Winkelabstände zwischen den beiden Maxima: sie betragen für die UV-Rezeptoren $31,9 \pm 8,9$ Grad und für die Blaugrün-Rezeptoren $15,8 \pm 2,5$ Grad. Mögliche Ursachen für diese Zweigipfligkeit werden in der Diskussion besprochen.

Die Sehfelder der Rezeptoren von Cataglyphis (Abb. 56) sind wesentlich einfacher zu beschreiben: alle sind eingipflig. Die Halbwertsbreite beträgt im Horizontalscan $20,5 \pm 8,1$ Grad ($n = 14$) und im Vertikalscan $10,7 \pm 4,9$ Grad ($n = 24$).

Die Rezeptorsehfelder wurden bei der Biene alle am rechten Ocellus gemessen, während die Daten der Ameise sowohl vom rechten als auch vom mittleren Ocellus stammen.

5.3 Sehfelder der Sekundärneuronen von Apis

Bei insgesamt 10 Sekundärneuronen wurde das Sehfeld in horizontaler Richtung, bei 5 Zellen in vertikaler Richtung durchgemessen. Die Mittelwertskurven zeigt Abb. 57. Die Halbwertsbreiten betragen 42 ± 14 Grad (horizontal) und 36 ± 6 Grad (vertikal). Wie die Streuungen zeigen, sind diese Sehfelder äusserst variabel.

Die Herkunft der Signale, die ein gegebenes Sekundärneuron erregen aus dem linken, mittleren oder rechten Ocellus hat keinen erkennbaren Einfluss auf die Form oder Grösse der Sehfelder.

I V D I S K U S S I O N

1 Potentialformen

1.1 Potentialformen im ERG

Die Potentialformen der ERG-Antworten zeigen je nach Art der Versuchstiere grosse Unterschiede (Abb. 2). Im Rahmen dieser Diversität sind die hier gefundenen Potentialformen mit den publizierten Daten anderer Autoren (z.B. GOLDSMITH und RUCK, 1958; RUCK, 1961; GOGALA, 1966; CHAPPELL und DeVOE, 1975; EATON, 1976) vergleichbar.

RUCK (1961 a,b,c) gliedert die zusammengesetzte ERG-Antwort von Libellen in vier verschiedenen Komponenten unterschiedlicher Herkunft auf. PATTERSON und GOODMAN (1975) bestätigen die Angaben RUCK's bezüglich drei dieser Komponenten (I, Abschnitt 3.1).

Der hier beschriebene "on-transient" und das Plateau dürfte der Komponente (1) dieser Autoren entsprechen. Ihr Ursprung wäre dann, wie schon vermutet (III, Abschnitt 1), das Rezeptorpotential. Für diese Zuordnung spricht die Polarität (Cornea-negativ) dieser Elemente sowie das kontinuierliche Wachstum der Amplitude bei Erhöhung der Lichtintensität, das auch PATTERSON und GOODMAN als Merkmal von Komponente (1) beschreiben.

Der schnelle, dem "on-transient" vorausgehende "spike", der in Abb. 2 Mitte zu sehen ist, könnte RUCK's Komponente (2) sein.

Nach PATTERSON und GOODMAN (1975) ist er allerdings ein Artefakt. Tatsächlich tritt dieses Element nicht regelmässig, sondern nur gelegentlich auf (III, Abschnitt 1.1).

RUCK's Komponente (3) manifestiert sich im Ueberschiessen nach dem "on-transient" bei Ophion sowie in der "Einschnürung" der Potentialform bei Syrphus (Abb. 2). Dieses Element ist jedoch bei den hier untersuchten Arten weit weniger prominent ausgebildet als bei den Libellen und Heuschrecken, die RUCK, PATTERSON und GOODMAN untersucht haben. Die Komponente (4) dieser Autoren kann hier nicht identifiziert werden.

1.2 Potentialformen der Rezeptoren

Die Literatur über die Potentialformen von Rezeptorantworten wurde in der Einleitung (I, Abschnitt 3.2) kurz zusammengefasst. Die in der vorliegenden Arbeit gefundenen Signalformen (III, Abschnitt 1.2) fügen sich zwanglos in das dort beschriebene allgemeine Schema ein. Allerdings wurde hier kein hyperpolarisierendes "off-Signal" gefunden.

1.3 Potentialformen bei den intrazellulären Ableitungen im Ocellennerv der Honigbiene - handelt es sich um Signale der Grossen Sekundärneuronen (L-Neuronen)?

Die graduierten Signale der L-Neuronen von Locusta (WILSON, 1978 b,c) sehen den in Abb. 4 vorgestellten Kurvenformen sehr ähnlich. Gute Uebereinstimmung herrscht auch mit den Angaben der übrigen Autoren, die bisher intrazelluläre Ableitungen an

Sekundärneuronen gemacht haben (CHAPPELL und DOWLING, 1972; PATTERSON und GOODMAN, 1974; MILDE, 1981, 1984; SIMMONS, 1982; MIZUNAMI, 1982). Nach LAUGHLIN (1981) zeigen auch die grossen Monopolarzellen der Komplexaugen vergleichbare Kurvenformen.

MILDE (1981, 1984), der mit Honigbienen arbeitete, präsentiert in seinen Arbeiten Anfärbungen, die beweisen, dass seine Signale von Grossen Sekundärneuronen stammen. Im Laufe der vorliegenden Arbeit wurden Anfärbungen mit dem Farbstoff Lucifer Yellow versucht. Die Resultate fielen jedoch unbefriedigend aus. Immerhin zeigen zwei der Präparate je eine grosse Zelle, die sich durch den Ocellennerv zieht. Zusammen mit MILDE's Befunden ist dies das stärkste Argument dafür, dass die hier vorgestellten Signale aus dem Ocellennerv tatsächlich von Grossen Sekundärneuronen stammen.

Das zweite Argument ist technischer Art: Ausser den Grossen Sekundärneuronen gibt es im Ocellennerv der Biene nur noch eine Reihe viel kleinerer Zellen (S-Neuronen: TOH und KUWABARA, 1974) mit nur etwa 3 Mikrometern Durchmesser. Von solchen Neuronen abzuleiten ist sehr schwierig. Es ist daher viel wahrscheinlicher, dass die in dieser Arbeit beschriebenen Ergebnisse von den leichter zu penetrierenden Grossen Sekundärneuronen (Durchmesser etwa 10 Mikrometer; TOH und KUWABARA, 1974) stammen.

1.4 Hinweise auf die Ocellenfunktion

Der grosse Durchmesser der L-Neuronen (TOH und KUWABARA, 1974)

spricht dafür, dass sie sich besonders zur "Beförderung eiliger Botschaften" eignen. In die gleiche Richtung weist auch die geringe Zahl von Synapsen auf der Strecke zwischen Rezeptoren und Effektormuskeln des Ocellensystems (SIMMONS, 1980 a,b). WILSON (1978a) schliesst aus solchen Hinweisen, dass die Ocellen eine Art von "zeitlichem Hochpassfilter" darstellen.

Die Prominenz und Beständigkeit der hier gefundenen "on-transients" sowohl bei den ERG-Messungen, als auch bei den intrazellulären Ableitungen von Rezeptoren und Sekundärneuronen passt gut in dieses Bild; ebenso die deutliche "off-Antwort" der Sekundärneuronen. Offenbar messen die Ocellen mindestens bei den hier untersuchten Arten eher Aenderungen als Zustände der Lichtintensität.

2 Intensitätskennlinien

Ein Vergleich der 50% - Werte und der Steigungen verschiedener Intensitätskennlinien bei Apis ergibt folgendes Bild:

	log I (50%)	Steigung
ERG (Weisslicht)		0,40
UV-Rezeptoren (347 nm)	-0,06	0,40
Blaugrün-Rezeptoren (482 nm)	-0,26	0,40
Sekundärneuronen (347 nm)	-2,85	1,29

Die Angaben in Klammern beziehen sich auf die Spektralzusammensetzung des Reizlichtes. Da Weisslicht nicht auf die gleiche Art gemessen werden kann, wie monochromatisches Licht, ist der 50% - Wert der ERG-Kurven nicht mit den entsprechenden Werten der intrazellulären Messungen vergleichbar. Er wird deshalb in der Aufstellung weggelassen. Klar ersichtlich ist hingegen, dass die Sekundärneuronen um mindestens 2,8 log-Einheiten empfindlicher sind als die Rezeptoren. Berücksichtigt man dabei noch die wesentlich grösseren Sehfelder dieses Zelltyps (III, Abschnitt 5.3) zusammen mit der Tatsache, dass bei den Messungen punktförmige Lichtreize verwendet wurden (vergl. auch III, Abschnitt 2.1), dann vergrössert sich diese Zahl noch erheblich. Auch die Steigung fällt bei den Kennlinien der Sekundärneuronen um mehr als einen Faktor 3 steiler aus.

Insgesamt ergibt sich das Bild einer enormen Signalverstärkung an den Synapsen zwischen Rezeptoren und Sekundärneuronen; ein Phänomen, das auch CHAPPELL und DOWLING (1972) bei Libellen

sowie PATTERSON und GOODMAN (1974) und WILSON (1978a) bei Heuschrecken gefunden haben.

PATTERSON und GOODMAN führen die Mechanismen an, die zusammen diese Verstärkung bewirken sollen:

1. Konvergenz vieler Rezeptoren auf wenige Sekundärneuronen,
2. viele Synapsen jedes Rezeptors mit einem Sekundärneuron,
3. wechselseitige Beeinflussung der Rezeptoraxone.

Nach den anatomischen Befunden von TOH und KUWABARA (1974) könnten alle diese Faktoren auch im Bienenocellus wirksam sein.

LAUGHLIN (1973, 1981) postuliert ähnliche Mechanismen auch für die Rezeptor/Monopolaren-Übergänge im Komplexauge, doch die Verstärkung ist dort weniger ausgeprägt: MENZEL (1974) kommt bei seinen Arbeiten über die Bienenlamina zu folgenden Ergebnissen: Die Steigung der Intensitätskennlinien beträgt bei den Monopolaren 0,7, verglichen mit 0,35 bei den Rezeptoren. Der 50% - Wert verschiebt sich gegenüber den Rezeptoren um 1,5 log-Einheiten zu tieferen Reizlichtintensitäten. Diese Werte werden von den vorliegenden Befunden weit übertroffen.

Ohne auf Vergleiche der absoluten Empfindlichkeiten zurückgreifen zu müssen, lässt sich also schliessen, dass die Ocellen weit mehr als ein durchschnittliches Komplexauge für eine optimale Lichtausnützung konstruiert sind. Natürlich geschieht dies auf Kosten der räumlichen Auflösung (starke Konvergenz, grosse Sehfelder der Sekundärneuronen: vergl. III, Abschnitt 5.3). WILSON (1978) spricht daher von "räumlichen Tiefpassfiltern".

3 Spektralempfindlichkeit

3.1 _Spektralempfindlichkeit_im_ERG

In Tab. 5 wird versucht, die spektralen Empfindlichkeitsmaxima mit der Lebensweise der Tiere (Flugzeit) zu korrelieren. Die Hauptschwierigkeit besteht dabei in den nur lückenhaften Angaben, die sich in der Literatur über die Fluggewohnheiten von Insekten finden. Besonders über die Pflanzen- und Holzwespen (Symphyta) ist nur wenig bekannt. Die entsprechenden Angaben bei Urocerus und Tenthredo sind deshalb mit einer gewissen Unsicherheit behaftet und wurden aus diesem Grunde mit einem Fragezeichen versehen.

Trotz dieser Schwierigkeiten lassen sich einige Zusammenhänge herauschälen: Sämtliche bekanntermassen nur bei Tageslicht fliegenden Insektenarten haben einen Empfindlichkeitsgipfel im UV. Besonders eindrücklich sind hier die reinen UV-Ocellen der Ameisen, von denen ja nur die Geschlechtstiere fliegen und auch die meist nur an hellen Sommertagen. Tagsüber ist Ultraviolett im direkten Himmelslicht dominierend, in der Dämmerung und nachts herrschen Wellenlängen von 500 nm vor (McFARLAND und MUNZ, 1977; WILSON, 1978a; STANGE, 1981). Sämtliche in der Dämmerung und nachts fliegenden Tiere haben denn auch einen Empfindlichkeitsgipfel im Blaugrün-Bereich, bei 475 nm - 495 nm (mit Ausnahme von Potamanthus).

Die beiden Spektralgipfel um 345 nm und/oder um 480 nm treten bei allen untersuchten Hymenopteren mit erstaunlicher Konstanz

TABELLE 5

Vergleich der Spektralempfindlichkeit (ERG) der Ocellen mit den Fluggewohnheiten der untersuchten Arten

	$E_{\max.}$ (nm)	Flugzeiten*)
<i>Potamanthus luteus</i>	410	Tag/Dämmerung
<i>Syrphus</i> sp.	350/(440)	Tag
<i>Calliphora erythrocephala</i>	350	Tag
<i>Panorpa</i> sp.	500	Tag/Dämmerung
<i>Urocerus gigas</i>	490	Tag/(Dämmerung?)
<i>Tenthredo arcuatus</i>	490	Tag/(Dämmerung?)
<i>Ichneumoninae</i> sp.	480	Tag/Dämmerung
<i>Ophion luteus</i>	490	Tag/Dämmerung
<i>Cataglyphis bicolor</i>	345	Tag
<i>Camponotus ligniperda</i>	350	Tag
<i>Lasius niger</i>	345	Tag
<i>Polistes gallicus</i>	475	Tag/Dämmerung
<i>Paravespula germanica</i>	495	Tag/Dämmerung
<i>Vespa crabro</i>	495	Tag/Dämm./Vollmond
<i>Macropis</i> sp.	350/(485)	Tag
<i>Halictus</i> sp.	345/480	Tag
<i>Bombus agrorum</i>	(350)/490	Tag/Dämmerung
<i>Bombus terrestris</i>	(350)/485	Tag/Dämmerung
<i>Apis mellifera</i>	345/485	Tag/Dämmerung

*) Die Angaben zu den Flugzeiten stützen sich für die Eintagsfliege *Potamanthus* auf SCHOENEMUND (1930), für die Diptera auf OLDROYD (1964) für *Panorpa* und einige Hymenopteren auf KAESTNER (1969), für *Cataglyphis* auf WEHNER (mündl. Mitteilung), für die übrigen Ameisen auf McCLUSKEY (1965) sowie LEWIS u. TAYLOR (1964), für *Polistes* auf YAMANE (1971), für *Paravespula* auf GAUL (1952), BIEGEL (1953), BLACKITH (1958) sowie auf POTTER (1964), für *Vespa* auf BLACKITH (1958) und EDWARDS (1980), für *Bombus* auf ALFORD (1975) und HEINRICH (1979), für *Apis* auf eigene Beobachtungen.

auf. Von diesem allgemeinen Spektraltyp der Hymenopterenocellen existieren drei Abwandlungen (III, Abschnitt 3.1).

Während Typ (2) (eingipflige Kurven mit Maximum im UV) nur bei Ameisen und Typ (3) (zweigipflige Kurven) nur bei Bienen gefunden werden, tritt Typ (1) bei systematisch weit auseinanderliegenden Gruppen (Symphyta, Ichneumonoidea, Vespoidea) auf. Diese drei Gruppen zeigen in ihrer Lebensweise keine ausgeprägten Uebereinstimmungen: Symphyta und Ichneumonoidea sind als Imagines Pflanzenfresser. Ueber ihre tageszeitlichen Aktivitätsphasen gibt es nur wenige präzise Angaben, doch scheinen sie vor allem am Tag zu fliegen - einige Arten bis in die Dämmerung (KAESTNER, 1969). Die Vespoidea andererseits leben räuberisch. Sie fliegen tagsüber und nachgewiesenermassen bis weit in die Dämmerung hinein, Vespa crabro sogar nachts (YAMANE, 1971; GAUL, 1952; BIEGEL, 1953; BLACKITH, 1958; POTTER, 1964 und EDWARDS, 1980; vergl. auch Tab. 5).

Durch die Lebensgewohnheiten der Tiere lässt sich also das systematische Verteilungsmuster von Spektraltyp (1) nicht begründen: Konvergenz scheidet als Erklärungsmöglichkeit aus. Hingegen spricht nichts dagegen, dass wir hier ein phylogenetisch altes Muster vor uns haben: So könnten die Spektralkurven einer "Ur-Hymenoptere" ausgesehen haben - lange bevor es Elektrophysiologen gab.

Alle untersuchten Ameisenocellen (von Camponotus, Lasius und Cataglyphis) gehören dem Spektraltyp (2) an und haben nahezu identische Empfindlichkeitskurven, die weder mit der Art noch

mit der Kastenzugehörigkeit variieren. Die untersuchten Tiere der Gattungen Camponotus und Lasius waren Königinnen. Bei Cataglyphis handelte es sich sowohl um Arbeiterinnen als auch um Männchen. Trotzdem dürfen diese Ergebnisse nicht ohne weiteres auf sämtliche Ameisen verallgemeinert werden: alle untersuchten Tiere gehören zur Unterfamilie Formicinae; über andere Ameisen ist in dieser Beziehung noch nichts bekannt, obwohl sie teilweise noch besser ausgebildete Ocellen besitzen (CAESAR, 1913).

Lässt sich auch die doppelgipflige Spektralcharakteristik der Apoidea (Typ 3) von ihren Lebensgewohnheiten her verstehen? Man könnte hier, zugegebenermaßen etwas spekulativ, folgendermaßen argumentieren: die Apoidea sind "Blumenwespen", d.h. sie sind für ihre Ernährung und die ihrer Brut auf die Öffnungszeiten der Blüten angewiesen. Die meisten Blüten öffnen sich am Tag, aber es gibt doch auch einige Arten, die sich erst nach Sonnenuntergang entfalten oder auch dann noch zur Verfügung stehen. Eine "Blumenwespe", die sowohl am Tag (mit Hilfe des UV-Rezeptors?) als auch in der Dämmerung (durch ihren Blaugrün-Rezeptor?) tätig sein kann, wäre gegenüber einer Konkurrentin im Vorteil, die nach Sonnenuntergang inaktiv bleiben muss. Besonders ins Gewicht fallen könnte dies bei einigen Hummelarten, die in ihren vorwiegend nördlichen Verbreitungsgebieten den kurzen Sommer nützen müssen, um möglichst viele Geschlechtstiere zu erzeugen. Zudem dauert in nördlichen Breiten die Dämmerung viel länger als in den Tropen. Tatsächlich ist bei den beiden untersuchten Hummelarten der Gipfel bei ca. 485 nm besonders ausgeprägt.

3.2 _Spektralempfindlichkeit der Rezeptoren von Apis und Cataglyphis

Die Spektralkurven aller Rezeptoren bei Apis und Cataglyphis sind eingipflig (Abb. 28-30). Zwei- oder mehrgipflige Spektralzüge, wie sie CHAPPELL und DeVOE (1975) bei Libellen gefunden haben, konnten in keinem Fall nachgewiesen werden. LABHART's Ergebnisse bei der Honigbiene (1978) wurden dagegen voll bestätigt.

Ein Detail der Abb. 28 bedarf noch einiger Erläuterungen: Wie aus der Darstellung ersichtlich wird, reicht die Spektralkurve des UV-Rezeptors der Biene mit einem Ausläufer bis tief in den Grünbereich. Da sich bei 3 der untersuchten UV-Zellen (der Biene) oberhalb 406 nm keine Empfindlichkeit nachweisen lässt, liegt der Verdacht nahe, dass es sich bei den übrigen, sehr kleinen Restantworten um Artefakte handelt. Trotzdem: eine Antwort ist eine Antwort. Wie lassen sich die kleinen, aber vorhandenen Antwortsignale auf langwelliges Licht bei immerhin 15 UV-Rezeptoren erklären?

Sekundäre Empfindlichkeit von UV-Rezeptoren im Grünbereich wurde in den Komplexaugen der Honigbiene schon verschiedentlich nachgewiesen (z.B. AUTRUM und v.ZWEHL, 1964; MENZEL und BLAKERS, 1976). LABHART (1980) äussert in seiner Diskussion dieser Erscheinung die Vermutung, dass es sich dabei um artifizielle Kopplung mit benachbarten Grünzellen handeln könnte. Diese Interpretation könnte auch für die Ocellen Gültigkeit haben. Dafür spricht, dass bei Cataglyphis, deren Ocellenretina keine

langwelligen Rezeptoren enthält (wo also keine Kopplungser-scheinungen zwischen verschiedenartigen Rezeptoren möglich sind), tatsächlich keine Spur einer sekundären Grünempfindlichkeit zu finden ist (Abb. 30).

3.3 _Spektralempfindlichkeit_der_Sekundärneuronen_(Apis)

MILDE (1984) bezeichnet die L-Neuronen der Honigbiene als "spektrale Breitbandneuronen". Er findet zwei Empfindlichkeits-maxima bei 340 nm und 500 nm. Dieser Kurvenverlauf kann hier bestätigt werden (Abb. 31: Maxima bei 350 nm und 500 nm). Ebenfalls in Uebereinstimmung mit MILDE fällt eine grosse Variabilität in der relativen Höhe der beiden Gipfel auf. Dies könnte darauf zurückzuführen sein, dass UV- und Blaugrün-Rezeptoren in unterschiedlichen Zahlenverhältnissen auf die individuellen Sekundärneuronen verschaltet sind.

3.4 _Rezeptortypen_und_phylogenetische_Entwicklung_des_Hymenopteren-Ocellus

Wieviele Rezeptortypen enthält die Ocellenretina? Aufgrund der ERG-Befunde kann man darüber nur Vermutungen anstellen: Die meisten Spektralkurven sind eingipflig (Abb. 8-27) und weichen nicht stark von Dartnall-Nomogrammen bekannter Pigmente ab (DARTNALL, 1953; EBREY und HONIG, 1977). Die "sparsamste" Erklärung für sie wäre also eine Ocellenretina mit nur einem Rezeptortyp. Tatsächlich konnte bei intrazellären Ableitungen von Cataglyphis-Rezeptoren nur ein Rezeptor gefunden werden (III, Abschnitt 3.2).

Die zweigipflige ERG-Kurve der Bienen lässt dagegen eher auf zwei Rezeptortypen schliessen. Tatsächlich fand LABHART (1978) bei der Honigbiene zwei Typen mit maximaler Empfindlichkeit im UV- bzw. Grünbereich. Dieser Befund kann durch die vorliegenden Daten bestätigt werden (III, Abschnitt 3.2). Die nahezu gleiche Anzahl der gefundenen UV- bzw. Blaugrün-Rezeptoren (18 bzw. 16) spiegelt sehr getreu die relative Höhe der beiden ERG-Gipfel wider.

Noch keine intrazellulären Untersuchungen gibt es von Ocellen des ERG-Spektraltyps (1) (Symphyta, Ichneumonoidea, Vespoidea). Deshalb kann nicht entschieden werden, ob das kleine Nebenmaximum dieser Kurven im Ultraviolett auf eigenen UV-Rezeptoren oder auf einer "Schulter" der Blaugrün-Rezeptoren beruht. Wenn man aber bereit ist, der Argumentation von Abschnitt 3.1 zu folgen, wonach der Spektraltyp (1) phylogenetisch ursprünglich ist, dann gibt es einige indirekte Hinweise darauf, dass es sich um zwei Rezeptortypen handeln könnte:

Die grosse Aehnlichkeit im Kurvenverlauf spricht dafür, dass der UV-Rezeptor der Biene mit demjenigen der Ameise homolog ist. Aehnliches könnte für die Blaugrün-Rezeptoren der Bienen und der übrigen Hymenopteren gelten. Wenn diese Vermutung zutrifft, liessen sich die ERG-Spektren aller Hymenopteren mit insgesamt nur zwei Sehzelltypen erklären. Es ergäbe sich dann folgende hypothetische phylogenetische Entwicklung: Für die Hautflügler ursprünglich wäre eine Retina mit vielen Blaugrün- und einigen wenigen UV-Rezeptoren (ERG-Spektraltyp (1)). Daraus hätte sich durch Vermehrung der UV-Rezeptoren der Spektraltyp

(3) (Bienen) entwickelt. Der Spektraltyp (2) (Ameisen) wäre durch den Verlust der Blaugrün-Rezeptoren entstanden. Entscheidend an diesem Gedankengang ist: wenn schon der Spektraltyp (1) auf zwei Rezeptortypen beruht können die Spektralkurven aller untersuchten Hymenopterenocellen entwickelt werden, ohne einen weiteren Rezeptortyp einzuführen. Intrazelluläre Untersuchungen der Retinae bei weiteren Hymenopteren könnten diese Vermutungen untermauern oder widerlegen.

3.5 Hinweise auf die Ocellenfunktion

Wäre es denkbar, dass die zwei Rezeptortypen der Honigbiene für ein primitives dichromatisches Farbsehen verwendet werden? Die doppelgipfligen Kurven der Sekundärneuronen sprechen gegen diese Möglichkeit: ein System, bei dem beide Rezeptortypen auf dasselbe Folgeneuron verschaltet sind, ist zur Analyse von Farben untauglich. Allerdings ist nicht auszuschliessen, dass über die kleinen S-Neuronen (TOH und KUWABARA, 1974) doch noch Spektralinformation ans Zentralnervensystem weitergeleitet wird.

Aus den bisherigen Untersuchungen ergibt sich dagegen eher das Bild eines Systems, das möglichst viel Licht aus den beiden relevanten Spektralbereichen sammelt, um die Informationen dann für einen einheitlichen Zweck zu summieren.

4 Polarisationsempfindlichkeit

4.1 Polarisationsempfindlichkeit der Rezeptoren von Apis und Cataglyphis

Polarisationsempfindlichkeit ist für Rezeptoren in den Komplexaugen mehrerer Insektenarten nachgewiesen worden (z.B. Calliphora und Musca: HARDIE et al, 1979; Apis: LABHART, 1980; WEHNER und BERNARD, 1980; Cataglyphis: MOTE und WEHNER, 1980; LABHART in prep.; Gryllus: LABHART et al, 1984). Meistens sind es die UV-Rezeptoren, die die höchsten PS-Werte aufweisen, bei der Grille sind es die Blaurezeptoren. Nie wurde eine nennenswerte Polarisationsempfindlichkeit bei Grünzellen gefunden.

Die vorliegenden Resultate (Abb. 32) bestätigen diese Erfahrung auch für die Ocellen der Honigbiene: nur die UV-Rezeptoren sind zweifelsfrei polarisationsempfindlich (PS 4,7 gegenüber 1,7 bei den Blaugrün-Rezeptoren). Worauf dieser Unterschied beruht, ist nicht bekannt. Nach MILDE (1984) gibt es dafür keine anatomischen Anhaltspunkte.

Die breite Streuung der PS - Werte von 1 bis maximal 9,4 bedarf einer Erklärung. Handelt es sich dabei um eine wirkliche biologische Diversität, oder sind die Unterschiede durch die Methode der Datengewinnung bedingt?

Die Fähigkeit zur Wahrnehmung von e-Vektoren beruht bei den Arthropoden auf einem Dichroismus der Mikrovilli (GOLDSMITH, 1973). Dieser entsteht durch die einheitliche Ausrichtung und eingeschränkte Beweglichkeit der Pigmentmoleküle in den Mikro-

villi (GOLDSMITH und WEHNER, 1977). Das Anstechen einer Sehzelle mit einer Elektrode, und sei diese auch noch so fein, kann diese Ausrichtung stören. Das Resultat wäre ein verminderter Dichroismus und - vermutlich - geringere elektrophysiologisch messbare PS - Werte.

Wenn diese Störung bei verschiedenen Experimenten in unterschiedlichem Ausmass wirksam würde, könnte eine Streuung der PS - Werte vorgetäuscht werden, für die es keine natürliche biologische Basis gibt. Nach dieser Argumentation werden die wirklichen PS - Werte am besten durch die höchsten Messwerte wiedergegeben. Leider gibt es aber keine Untersuchungen darüber, wie stark Elektroden die Rhabdomstrukturen wirklich stören.

Die Messwerte von Cataglyphis (Abb. 33) bestätigen das Ergebnis von MOTE und WEHNER (1980). Diese hatten PS - Werte "um 4" gemessen.

4.2 Polarisationsempfindlichkeit der Sekundärneuronen von Apis

Dass die Rezeptoren der Bienen- und Ameisenocellen polarisationsempfindlich sind, ist bei der geordneten Struktur ihrer Rhabdome (I, Abschnitt 2) nicht verwunderlich. Ein erstaunliches Ergebnis ist dagegen die Erhaltung des PS beim Uebergang des Signales auf die Sekundärneuronen (Abb. 32/33). Aus den Untersuchungen von KRAL (1978) wissen wir, dass die Rhabdomplatten im Bienenocellus und damit auch die Mikrovillirichtungen keine Vorzugsrichtung zeigen. Bei einer Konvergenz von 100:1 (TOH und KUWABARA, 1974) müssten also mit grösster Wahr-

scheinlichkeit Sehzellen mit den verschiedensten Mikrovilli-Ausrichtungen auf ein einziges Folgeneuron verschaltet sein. Die Ueberlagerung ihrer Signale sollte eigentlich PS in den L-Neuronen ausschliessen. Der einzige Weg, eine solche Durchmischung zu vermeiden, wäre eine selektive Verschaltung von Rezeptoren mit gleicher Mikrovillirichtung auf jeweils das gleiche Sekundärneuron.

Gibt es anderen Möglichkeiten, die Messwerte zu erklären? Verschiedene Tests (Lichtmessung / ERG-Tests: III, Abschnitt 4.1 / Messungen im extrazellulären Raum unmittelbar nach der Registrierung hoher PS - Werte in einem Sekundärneuron) ergaben keine Variation des Signals bei Drehung des Polarisationsfilters. Damit entfällt eine mögliche Erklärung der PS - Werte durch ungleichmässige Transmissionseigenschaften der Polarisationsfolie.

Ein Parameter, dem in diesem Zusammenhang einige Aufmerksamkeit gebührt ist dagegen der Durchmesser des Reizlichtes: Er betrug bei allen Experimenten 1 Grad. Gemessen an den grossen Sehfeldern der Sekundärneuronen ist das eine mehr oder weniger punktförmige Lichtquelle. Es kann nicht ausgeschlossen werden, dass dadurch nur ein oder wenige Rezeptoren gleichzeitig gereizt werden. Damit könnte ein gegebenes Sekundärneuron trotz der grossen Konvergenz nur von wenigen Rezeptoren einen signifikanten Input erhalten. Sollte das zutreffen, dann wären diese Polarisationsmessungen als irrelevant zu betrachten, denn die natürlichen Polarisationsmuster sind grossflächig.

Gegen diese Interpretation spricht die Grösse der Rezeptor-Sehfelder (III, Abschnitt 5). Schon eine grobe Abschätzung zeigt, dass bei einer Gesamtrezeptorzahl von 800 (TOH und KUWABARA, 1974) jeder Raumpunkt innerhalb des Gesamtsehfeldes des Ocellus durch viele Sehzellen abgedeckt wird (vergl. dazu auch Abschnitt 5.4 und Abb. 58). Endgültige Klarheit könnte aber wohl nur eine Wiederholung der Experimente mit grossflächigen Reizlichtern bringen.

Ein anderes Problem ergibt sich aus der Verteilung der $\Phi_{\max}$ -Werte der Sekundärneuronen (Abb. 35). Ihre Konzentration um die Vertikalachse bedeutet eine erhöhte Empfindlichkeit für Licht, das senkrecht zum Horizont polarisiert ist.

Abb. 34 zeigt aber, dass die $\Phi_{\max}$ -Werte der vorgeschalteten Rezeptoren keine Vorzugsrichtung zeigen. Daraus ergibt sich die Frage, was mit den Signalen der Rezeptoren mit horizontalem Φ geschieht. Werden sie auf die S-Neuronen verschaltet, die $\Phi_{\max}$ der elektrophysiologischen Untersuchung bisher nur schwer zugänglich sind? Die vorliegenden Resultate geben keinen Aufschluss zu dieser Frage.

5 Sehfelder

5.1 Sehfelder aus ERG-Messungen

Die ERG-Sehfelder der untersuchten Insektenarten bieten im Ueberblick ein recht einheitliches Bild: ihre Empfindlichkeitsmaxima richten sich in der natürlichen Fluglage des Tieres

gegen den Himmel, einige Grad über den Horizont (III, Abschnitt 5.1). In der Horizontalebene verteilen sich die Sehfelder der drei Ocellen folgendermassen (Abb. 52): Der mittlere Ocellus empfängt Licht aus dem Frontalbereich, während sich die Sehfelder der seitlichen Ocellen im allgemeinen quer zur Längsachse ausrichten; die Ausnahmen werden in Abschnitt 6.3 diskutiert.

Die räumliche Ausrichtung der Sehbereiche spricht dafür, dass der adäquate Reiz für die Ocellen das direkte Himmelslicht ist. Vom Erdboden reflektiertes Licht erreicht bei einigermaßen ebener Topographie nur die Randbezirke der Sehfelder. Das eindrücklichste Beispiel für diese "Himmelsbezogenheit" der Ocellen ist das Gesamtsehfeld von Paravespula (Abb. 46, 52), das dem Tier ermöglicht, das Licht der gesamten Himmelskuppel zu sammeln.

5.2 Sehfelder der Rezeptoren von Apis und Cataglyphis

Mit 10-12 Grad Halbwertsbreite der Einzelgipfel bei der Honigbiene und 10-20 Grad bei Cataglyphis (III, Abschnitt 5.2) sind die Rezeptorsehfelder der Ocellen bei diesen Tieren um ein Mehrfaches grösser als diejenigen in den meisten Regionen der Komplexaugen (LAUGHLIN und HORRIDGE, 1971; EHEIM und WEHNER, 1972; LABHART in prep.).

Grössenmässig mit den Ocellen vergleichbar sind allerdings die Sehfelder der Rezeptoren in der dorsalen Randregion der Komplexaugen bei der Biene (LABHART, 1980). Nach einer vergleichenden Untersuchung von AEPLI et al. (1985) sind solche spe-

zialisierten Randregionen bei Hymenopteren weit verbreitet. Die Rezeptoren der dorsalen Randregion, wie LABHART (1980) sie beschreibt, haben noch weitere Merkmale mit den Ocellenrezeptoren gemeinsam:

- In beiden Fällen sind die UV-Rezeptoren stark polarisationsempfindlich (PS - Werte bis zu 18 in der dorsalen Randregion).
- Die optischen Achsen der Sehfelder richten sich in beiden Fällen gegen den Himmel. Die Rezeptoren der dorsalen Randregion blicken ungefähr gegen den Zenit, während die Ocellensehfelder eher die Himmelsregion über dem Horizont abdecken.

Diese physiologischen Uebereinstimmungen würden es sicher rechtfertigen, in Verhaltensversuchen gezieht nach möglichen Gemeinsamkeiten in der Funktion dieser beiden Systeme zu suchen (vergl. auch die Diskussion in Abschnitt 6.2).

Eine gesonderte Besprechung verdient die unerwartete Zweigipfligkeit der Rezeptorsehfelder bei der Biene in vertikaler Richtung (Abb. 54, 55). Aus folgenden Gründen - die beide mit der etwa konstanten Einstichrichtung der Elektroden zusammenhängen - könnte es sich dabei um einen Artefakt handeln:

- Zwei Zellen könnten durch die Elektrode künstlich elektrisch gekoppelt werden. Unerklärt blieben dabei aber die für UV- und Blaugrün-Zellen unterschiedlichen Winkelabstände zwischen den beiden Maxima.

- Ein Rezeptor könnte durch den seitlichen Druck der Elektrode in der Mitte geknickt werden, so dass sein distales Ende in eine andere Richtung weisen würde, als sein proximaler Teil. Jeder der beiden Teile wäre dann für einen der zwei Gipfel verantwortlich. Unerklärt blieben bei dieser Version wiederum die Unterschiede zwischen den UV- und den Blaugrün-Rezeptoren, sofern man nicht annimmt, dass die beiden Rezeptoren über unterschiedliche mechanische Eigenschaften verfügen.

Sollte es sich bei der Zweigipfligkeit nicht um einen Artefakt handeln, bestehen folgende Möglichkeiten für ihr Zustandekommen:

- Eine Anomalie im optischen System, z.B. in der Linse. Vergleichbare Anomalien sind aber aus der Literatur nicht bekannt. Auch mit einem solchen Mechanismus liessen sich zudem die Unterschiede zwischen UV- und Blaugrün-Rezeptoren kaum erklären.
- Eine natürliche elektrische Kopplung zwischen zwei Rezeptoren mit verschiedenen Blickwinkeln. Eine solche Kopplung könnte durchaus bei den beiden spektralen Rezeptortypen auf unterschiedliche Weise realisiert sein, so dass sich die Unterschiede in den Gipfelabständen erklären liessen. Einige Autoren haben auch tatsächlich anatomische Anhaltspunkte für einen Informationsfluss zwischen den Rezeptoren gefunden (I, Abschnitt 2).

Spekulationen über eine mögliche Funktion zweigipfliger Rezep-

torsehfelder sind nicht angebracht, solange nicht mehr über die Verschaltung der Neuronen im Ocellus bekannt ist.

5.3 _Sehfelder_der_Sekundärneuronen_von_Apis

Die Halbwertsbreite der Sehfelder der Sekundärneuronen ist mit 40 Grad so gross, dass diese Zellen als die eigentlichen "räumlichen Tiefpassfilter" im ohnehin nicht sehr hochauflösenden Ocellus bezeichnet werden müssen. Die Vermutung, dass die ausserordentliche Signalverstärkung beim Uebergang von den Rezeptoren zu den Sekundärneuronen durch drastische Einbussen bei der räumlichen Auflösung erkaufte werden müssen, bestätigt sich damit. Die grossen Sehfelder stehen auch im Einklang mit anatomischen Befunden, die zeigen, dass sich die Grossen Sekundärneuronen im Ocellus sehr grossflächig auffächern (GOODMAN et al., 1979; PATTERSON und CHAPPELL, 1980; MILDE, 1981, 1984; MIZUNAMI et al., 1982).

WILSON (1978) fand bei Sekundärneuronen der Heuschrecke Locusta sogar noch grössere Sehfelder (Halbwertsbreite 81 ± 15 Grad; gemessen in horizontaler Richtung). Auch er stellte eine ausserordentlich hohe Variabilität in der Form dieser Sehfelder fest. Wie Abb. 57 zeigt, wäre seine Beschreibung "roughly triangular" auch auf die Verhältnisse bei der Biene anwendbar.

Die in Abschnitt 5.1 geäusserte Vermutung, dass der adäquate Reiz für die Ocellen im Himmelslicht enthalten sein muss, kann jetzt weiter spezifiziert werden: Der relevante Parameter muss offenbar so grossflächig sein, dass er bei einer Summierung in

Sehfeldern von 40 Grad Halbwertsbreite nicht ausgemittelt wird. Allerdings ist zu berücksichtigen, dass neben den Grossen Sekundärneuronen, von denen die hier besprochenen Resultate mit grosser Sicherheit stammen (Abschnitt 1.3), auch noch eine Klasse von kleinen "S-Neuronen" existiert, mit denen die Rezeptoren ebenfalls Synapsen bilden (TOH und KUWABARA, 1974). Es ist nicht auszuschliessen, dass diese kleinen Fasern, die in grösserer Zahl als die L-Neuronen auftreten, zusätzlich noch ein räumlich feiner gegliedertes "Bild" an das Zentralnervensystem weitergeben. Begrenzend wirken hier allenfalls die optischen Eigenschaften der Ocellenlinse (I, Abschnitt 2).

5.4 Vergleich der Sehfelder aus ERG und intrazellulären Ableitungen bei der Honigbiene

Im Falle der Honigbiene liegen Resultate von Messungen auf drei verschiedenen Niveaus vor: ERG, intrazelluläre Ableitung von Rezeptoren und von Sekundärneuronen. Sie sind in Abb. 58 zusammengefasst. Die Darstellung basiert auf den Sehfeldmessungen (Halbwertsbreiten). Dabei ist auf der senkrechten Skala die vertikale und auf der waagrechten die horizontale Ausdehnung der Sehfelder abzulesen. Die Figuren mit gestrichelten Verbindungen symbolisieren die zweigipfligen Sehfelder.

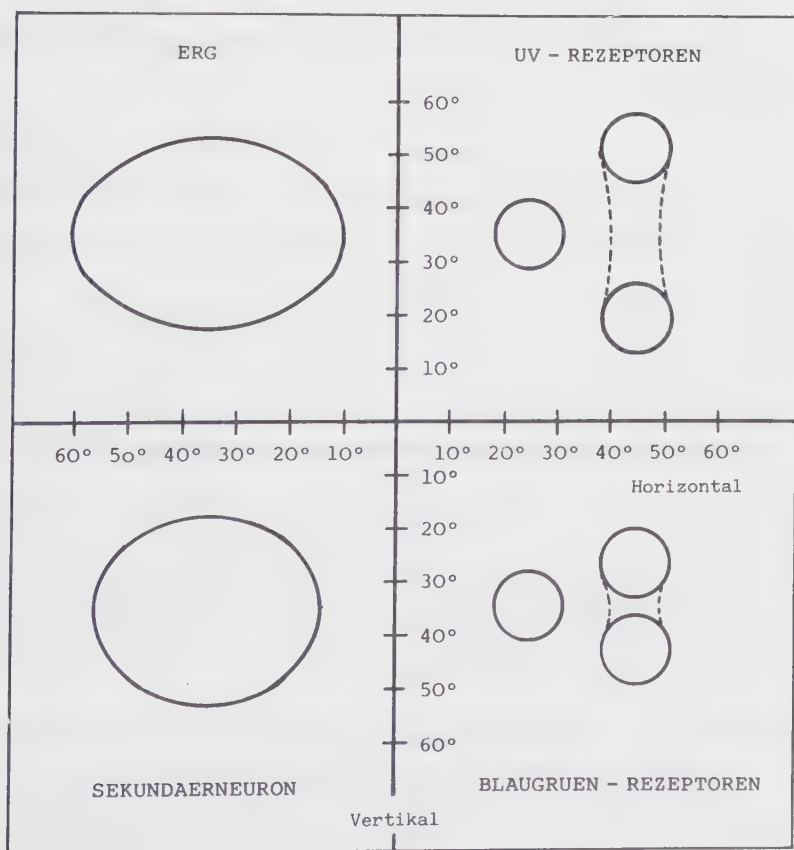
Auffallend ist die grosse vertikale Ausdehnung der zweigipfligen Rezeptorsehfelder. Betrachtet man daneben das Gesamtsehfeld des Ocellus, wie es durch die ERG-Messungen angenähert repräsentiert wird, so muss man annehmen, dass die Rezeptorsehfelder in vertikaler Richtung extrem stark überlappen.

Abb. 58:

VERGLEICH DER SEHFELDER EINES GESAMTOCELLUS (ERG - MESSUNGEN)
MIT DEN SEHFELDERN VON REZEPTOREN UND SEKUNDAERNEURONEN
AM BEISPIEL DER HONIGBIENE (*APIS MELLIFERA*)

Die zweidimensionalen Darstellungen wurden aus den Halbwertsbreiten von Horizontal- und Vertikalscans konstruiert.

Weitere Erläuterungen im Text: IV, Abschnitt 5.4



6 Diskussion der Befunde im Lichte von drei Hypothesen zur Ocellenfunktion

In mehr als 200 Jahren Ocellenforschung wurden mehr als ein Dutzend Hypothesen zur Funktion der Ocellen aufgestellt. Viele konnten aufgrund von Ergebnissen der letzten 50 Jahre eliminiert werden. Einige stehen noch heute zur Diskussion. Im folgenden sollen die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zu drei prominenten Hypothesen in Beziehung gesetzt werden:

6.1 Die Ocellen als Organe für das Sehen bei niedrigen Lichtintensitäten

In einer Arbeit von 1886 vermutete FOREL, dass die Ocellen zum Sehen im Dunkeln besonders geeignet sein könnten (zit. nach DEMOLL und SCHEURING, 1912). Zu ähnlichen Schlüssen kamen auch v.BUTTEL-REEPEN (1903) und GOETZE (1927).

1967 untersuchte KERFOOT die Nachtfluggewohnheiten verschiedener amerikanischer Bienenarten. Er fand eine negative Korrelation zwischen der minimalen Umgebungshelligkeit, bei der die Bienen gerade noch fliegen können, und dem äusseren Durchmesser ihrer Ocellen. Eindrückliche Beispiele für einen solchen Zusammenhang bilden auch die beiden nachtfliegenden Wespengattungen Apoica und Provespa mit ihren vergleichsweise riesigen Ocellen (SCHREMMER, 1972; EDWARDS, 1980).

LINDAUER und SCHRICKER (1963), SCHRICKER (1965) und GOULD (1975) berichten, dass ocellengeblendete Honigbienen auf Lichtquellen unter 0,1 Lux nicht reagieren. Ihre Schwellenwerte

für die Phototaxis und für den Flug liegen sechsmal so hoch wie diejenigen der Kontrolltiere. Bei höheren Lichtintensitäten verhalten sie sich in jeder Beziehung normal.

WELLINGTON (1974) fand, dass Hummeln (Bombus terricola) mit überdeckten Ocellen ihre Flüge in der Abenddämmerung schon bei einer Resthelligkeit von 1-2 Lux einstellen, während die Kontrolltiere dies erst bei 0,2-0,5 Lux tun. Damit wurde ein ähnlicher Befund von SCHRICKER (1965, bei Honigbienen) untermauert. Weitere Verhaltensexperimente führten WELLINGTON zum Schluss, dass Hummeln ihre Ocellen speziell für die Polarisationsmusterorientierung in der Dämmerung verwenden. Diese Hypothese wird in Abschnitt 6.2 diskutiert.

Folgende Ergebnisse der vorliegenden Arbeit sprechen für eine besondere Anpassung der Ocellen an niedrige Lichtintensitäten:

Die enorme Signalverstärkung an den Synapsen zwischen Rezeptoren und Sekundärneuronen (Abschnitt 2) weist den Bienenocellus als ein System aus, das weit mehr als die Komplexaugen für eine optimale Lichtausnützung konstruiert zu sein scheint.

Wie die ERG-Spektralkurven zeigen, haben alle untersuchten Insekten, die auch in der Dämmerung fliegen, ein Empfindlichkeitsmaximum bei 475 nm - 500 nm - also in dem Spektralbereich, der in der Dämmerung vorherrscht (McFARLAND und MUNZ, 1977).

Die Spektralempfindlichkeit der untersuchten Sekundärneuronen ist bei der Biene in allen Fällen zweigipflig mit Maxima im UV- und im Blaugrün-Bereich. Das bedeutet, dass beide spektralen

Rezeptortypen auf das gleiche Folgeneuron verschaltet werden. Auch dieser Befund scheint auf eine optimale Lichtausnützung hinzuweisen.

Die Gesamtsehfelder der Ocellen sind bei den Vespoidea gegenüber anderen Gruppen ausserordentlich stark vergrössert. Dadurch kann Himmelslicht aus allen Raumrichtungen gesammelt und verwertet werden. Von Wespen und Hornissen ist bekannt, dass sie bis weit in die Dämmerung hinein fliegen können (GAUL, 1952; BIEGEL, 1953; BLACKITH, 1958; POTTER, 1964; EDWARDS, 1980).

Alle diese Befunde zeigen, dass mindestens einige Ocellen sehr gut an Verhältnisse mit reduzierten Lichtbedingungen angepasst sind. Daneben gibt es aber auch Insekten, wie Calliphora, Syrphus und die Geschlechtstiere von Ameisen, die immer nur bei Tag fliegen und trotzdem über Ocellen verfügen. Es wäre deshalb sicher falsch, die Ocellen generell als Organe für das Sehen in der Dunkelheit zu bezeichnen. Am wahrscheinlichsten scheint nach den vorliegenden Befunden die von WILSON (1978a) und STANGE (1981) vertretene Ansicht, dass Ocellen mit UV-Empfindlichkeit den Lichtverhältnissen des Tages angepasst sind, während Ocellen mit vorwiegend blaugrün- oder grünempfindlichen Rezeptoren unter Dämmerungsbedingungen optimal funktionieren (Abschnitt 6.3).

6.2 _ Die Ocellen als Hilfsmittel für die _Polarisationsmusterorientierung_

Nach WELLINGTON (1974) fliegen heimkehrende Hummeln (Bombus terreicola), die sich nach Landmarken orientieren, nahe über dem Boden und oft im Zickzack von einem Busch zum anderen. Dieses Verhalten zeigen sie vor allem dann, wenn kein Polarisationsmuster im Zenit zur Verfügung steht (bei sehr hohem Sonnenstand und bei bedecktem Himmel). Wenn sie sich aber nach einem Polarisationsmuster orientieren, fliegen sie höher und in gerader Linie zum Nest zurück. Bei zunehmender Dunkelheit (bei Lichtintensitäten zwischen 0,2 und 2 Lux) bewegen sie sich ausnahmslos nach dem zweiten Schema: offenbar können sie unter diesen Bedingungen nicht mehr Landmarken, jedoch immer noch das Polarisationsmuster erkennen.

Diese unterschiedlichen Flugmuster benutzte WELLINGTON als Indikatoren, um die Wirkung von Ocellenblendungen zu beurteilen: Tagsüber unterschieden sich die Versuchstiere mit überdeckten Ocellen nicht von normalen Hummeln. Ihr Flugverhalten zeigte, dass sie sich sowohl nach dem Polarisationsmuster als auch nach Landmarken orientieren konnten. Bei niedrigen Lichtintensitäten jedoch, wenn alle Kontrolltiere zur Polarisationsmusterorientierung übergingen, flogen die ocellengeblendeten Hummeln überhaupt nicht mehr. WELLINGTON schliesst daraus, dass die Ocellen für die Wahrnehmung des polarisierten Himmelslichtes in der Dämmerung unentbehrlich sind.

Für WELLINGTON's Hypothese spricht die relativ hohe Polarisationsempfindlichkeit der UV-Rezeptoren und vor allem der Sekun-

därneuronen des Bienenocellus. Auch die vertikal orientierten

Φ -Werte der Sekundärneuronen passen in dieses Bild:

max

Die e-Vektoren mit dem stärksten Polarisationsgrad stehen in der Dämmerung senkrecht zum Horizont. Sie bilden bei Sonnenuntergang einen Gürtel, der sich, senkrecht über den Horizont aufsteigend, über den Zenit bis zum gegenüberliegenden Horizont erstreckt. Eine solche Struktur könnte durchaus als Ersatz für die nicht mehr wahrnehmbaren Landmarken dienen.

Allerdings sind ja bei der Biene nur die UV-Rezeptoren polarisationsempfindlich. In der Dämmerung herrscht aber Himmelslicht der Wellenlängen 450 nm bis 500 nm vor (McFARLAND und MUNZ, 1977). Entsprechend besitzen gerade die in der Dämmerung und nachts fliegenden Insekten Ocellen mit besonders vielen (vermutlich polarisationsunempfindlichen) Blaugrün-Rezeptoren (Abschnitt 6.1). Trotzdem könnte man sich vorstellen, dass die ocellären UV-Rezeptoren das verbliebene Himmelslicht effektiver zu nützen imstande sind als die ebenfalls polarisationsempfindlichen UV-Zellen der Komplexaugen, sind doch die Ocellen auf extreme Lichtausnützung und -vertärkung hin angelegt (Abschnitt 6.1).

Der bedeutende Anteil langwelliger Strahlung am Himmelslicht gerade in der Dämmerung führt zu einem weiteren Problem für WELLINGTON's Hypothese: Da die L-Neuronen nur im UV (und nicht im Grün-Bereich) polarisationsempfindlich sind (Abb. 33) wird die Modulation der Antwort auf das natürliche Polarisationsmuster stark reduziert.

Die Sehfelder der Ocellen, wie sie sich im ERG darstellen, schliessen eine Wahrnehmung des polarisierten Himmelslichtes nicht aus. Allerdings orientieren sie sich mit ihrer Hauptachse nicht - wie WELLINGTON offenbar annimmt - nach dem Zenit. Dagegen sind die Sehfelder der dorsalen Randregion im Komplexauge der Biene nach dem Zenit ausgerichtet (LABHART, 1980). In Abschnitt 5.2 werden physiologische Gemeinsamkeiten dieser Region mit den Ocellen diskutiert. Wäre es denkbar, dass die hochempfindlichen Stirnagen und die dorsale Randregion in der Polarisationsmusterorientierung zusammenwirken?

Weitere Befunde WELLINGTON's scheinen für diese Möglichkeit zu sprechen: Hummeln, denen nicht nur die Ocellen, sondern zusätzlich auch die dorsale Hälfte der Komplexaugen übermalt wurde, waren auch am hellen Tage nicht fähig, sich nach dem Polarisationsmuster orientieren. Dagegen vollbrachten die Tiere, denen nur die Komplexaugen übermalt worden waren, diese Leistung mindestens ansatzweise. Allerdings stürzten sie nach kurzem Flug ab, weil sie ihre Flughöhe nicht kontrollieren konnten. Hummeln mit freien Ocellen und freiem Dorsalteil der Komplexaugen, aber mit übermalten ventralen Augenbereichen orientierten sich problemlos nach dem polarisierten Himmelslicht.

Die Gesamtheit der Befunde WELLINGTON's weist darauf hin, dass sowohl die Ocellen als auch die dorsale Komplexaugenhälfte zur Polarisationsmusterorientierung beitragen. Dies kann jedoch keinesfalls die einzige Aufgabe der Ocellen sein, sonst müsste man die polarisationsunempfindlichen Blaugrün-Rezeptoren als funktionslos betrachten.

6.3 _ Die Ocellen als Horizontdetektoren zur Kontrolle der Körperhaltung im Flug

KOLBE (1893), LINK (1909) und KALMUS (1945) stellten fest, dass das Flugvermögen bei Insekten im allgemeinen mit der Ausbildung der Ocellen korreliert ist (I, Abschnitt 1). In neuerer Zeit gelang es KONDO (1978), die enge Verbindung zwischen Ocellenfunktion und Flugverhalten durch elektrophysiologische Befunde zu untermauern: die efferenten Neuronen, die er im Ocellennerven von Libellen fand, werden durch Flügelschlagen aktiviert (I, Abschnitt 3.4).

HESSE und DOFLEIN schreiben 1910 in ihrem Werk "Der Tierkörper als selbständiger Organismus" in Bezug auf die Ocellen folgendes: "Am nächsten liegt wohl die Annahme, dass die Flieger diese Organe zur Orientierung beim Flug, zur Erhaltung der richtigen Körperhaltung brauchen... Die schräg nach oben und seitlich gerichteten seitlichen Stirnocellen empfangen bei richtiger Haltung in gleicher Weise helles Licht vom Himmel; bei Schrägstellung des Körpers wird aber der eine von ihnen gegen den Horizont gerichtet sein, also weit weniger Licht erhalten."

1978 bekennt sich WILSON aufgrund eigener Untersuchungen an Heuschrecken zur gleichen Ansicht: "It is suggested that the disposition of locust ocelli, the spectral sensitivity and the temporal and spatial filtering characteristics of their L-neurons suit these cells well for the task of detecting instability in flight". WILSON verglich die Spektralempfindlichkeit

der Ocellen mit den Wellenlängen, die für eine Horizontdetektion am besten geeignet wären. Er konnte zeigen, dass der Horizontkontrast tagsüber im UV weitaus am deutlichsten ist, weil der Boden in diesem Spektralbereich nicht reflektiert. Das passt gut zu seinem Befund, wonach die L-Neuronen des Heuschreckenocellus im UV ein Empfindlichkeitsmaximum aufweisen. STANGE (1981) fand ergänzend, dass nach Sonnenuntergang, wenn der Boden kein direktes Sonnenlicht reflektieren kann, der Horizontkontrast im Grünbereich am grössten ist. Nach McFARLAND und MUNZ (1977), die das Himmelsspektrum in der Dämmerung durchgemessen haben, müsste dieser Bereich grössten Kontrastes bei 450 nm bis 500 nm liegen.

Unter diesen Voraussetzungen wäre zu postulieren, dass ein Horizontdetektor je nach Aktivitätsphase des Tieres Empfindlichkeitsmaxima bei ca. 350 nm und/oder bei 450 nm bis 500 nm aufweist.

Eine Bestätigung erhielt die Flugstabilisierungs-Hypothese durch die elektrophysiologischen Arbeiten von SIMMONS (1980 a,b), der zeigen konnte, dass Signale vom Medianocellus der Heuschrecke Schistocerca in direkter Weise zu den Steuermuskeln in den Flügelansätzen geleitet werden und damit die Körperhaltung in der "pitch"-Ebene mitbestimmen (I, Abschnitt 3.4).

STANGE und HOWARD (1979) sowie STANGE (1981) stimulierten mit gezielten Lichtreizen die Ocellen einer fixiert fliegenden Libelle (Hemicordulia tau). Die Stimulation des Medianocellus löste eine Nickbewegung des Kopfes ("movement around the pitch

axis") aus, die Reizung der seitlichen Ocellen führte zu Kopfrollen ("movement around the roll axis"). Diese Reaktionen konnten nur ausgelöst werden, wenn die Tiere ihre Flügel bewegten. Das Aktionsspektrum gipfelte bei tiefen Lichtintensitäten (weniger als 10^{11} Photonen $\text{cm}^{-2} \text{s}^{-1}$) im Grünbereich, bei höheren Intensitäten im UV (inverse Purkinjeververschiebung; vergl. I, Abschnitt 3.5). Ein solches System stellt sich zu allen Tageszeiten, auch in der Dämmerung, jeweils "automatisch" auf den Spektralbereich ein, in dem der Horizontkontrast am deutlichsten ist (vergl. oben: WILSON, 1978; STANGE, 1981; MCFARLAND und MUNZ, 1977).

TAYLOR (1981) induzierte Kopfrollen und -nicken sowie Steuerbewegungen bei fixiert fliegenden Heuschrecken (Schistocerca) mit Hilfe eines künstlichen Horizontes. Es gelang ihm zu zeigen, dass sowohl die Komplexaugen als auch die Ocellen diese Reaktion allein auslösen können. Das Ausschalten der Ocellen erhöhte die Latenzzeit der Reaktion; dieser Effekt verstärkte sich noch bei niedrigen Lichtintensitäten und bei Verwendung eines diffusen Horizontes. Umgekehrt hatte die Ausschaltung der Komplexaugen keine Verlängerung der Latenzzeit zur Folge. TAYLOR schloss daraus, dass die Ocellen synergistisch mit den Komplexaugen funktionieren, um a) die Reaktionszeit zu minimieren und b) die Reaktionen auf unscharfe Horizontkonturen zu verstärken.

Folgende Ergebnisse der vorliegenden Arbeit sprechen für die Horizontdetektor-Hypothese:

Die ausgeprägten "on-transients" der Rezeptoren und Folgeneuro-

nen weisen darauf hin, dass die Ocellen eher für die Wahrnehmung von Veränderungen, z.B. Bewegungen, als für die Beobachtung von Zuständen geeignet sind. Da die grossen Sehfelder der Rezeptoren, besonders aber der Sekundärneuronen, bei Apis eine Auflösung kleiner Gegenstände ausschliessen, muss es sich um Bewegungen grosser Objekte handeln. Das grösste Objekt in der Umwelt eines Insektes ist die Umgebung als Ganzes. Diese wiederum bewegt sich aber im allgemeinen nur durch die Eigenaktivität des Tieres. Daraus folgt, dass die Bedeutung der Ocellen im Zusammenhang mit (schnellen) Eigenbewegungen gesehen werden muss. Die schnellste Eigenbewegung eines Insektes, bei der die rasche Signalübertragung der Ocellen am besten zur Geltung kommt, ist der Flug.

Die spektrale Empfindlichkeit vieler Insektenocellen gipfelt in den beiden Wellenlängenbereichen, in denen der Horizontkontrast (tagsüber bzw. in der Dämmerung) am grössten ist (Abschnitt 3.1 und I, Abschnitt 3.1). Dabei spiegelt sich in den Spektralkurven die Lebensweise der Tiere als Tag- oder Dämmerungsflieger (Tab. 5).

Die Ausrichtung der ERG-Sehfelder bei den untersuchten Insekten entspricht den Anforderungen, die man an die Sehfelder eines Horizontdetektors stellen müsste. Im Vertikalschnitt beginnen sie im Horizontbereich oder leicht darunter, steigen schnell an und gipfeln ca. 10-45 Grad über dem Horizont. Die obere abfallende Flanke ist meistens flacher als der Anstieg im Bereich des Horizontes.

Die relative Anordnung der Sehfelder in der Horizontalebene scheint so zu sein, dass Lagekontrollen in der "roll"- und in der "pitch"-Ebene möglich sind: Der Winkel, den die Sehfeldmaxima des mittleren und rechten Ocellus einschliessen, beträgt im allgemeinen etwa 90 Grad. Fälle, die deutlich davon abweichen, sollen kurz besprochen werden: der kleine Interocellärwinkel der Eintagsfliege Potamanthus (ca. 60 Grad) ist wahrscheinlich durch die räumlichen Verhältnisse am Kopf der Tiere erzwungen: Die drei Ocellen sitzen vorne zwischen den riesigen Komplexaugen. Ihr Blickfeld könnte sich deshalb gar nicht mehr nach der Seite erstrecken. Keine solchen Einschränkungen gibt es bei der grossen, langbeinigen und langflügeligen Schlupfwespe Ophion. Ihre drei Ocellen sitzen oben auf dem Scheitel. Eine Begründung für ihre stark nach hinten gerichteten Sehfelder (ca. 140 Grad) ist nicht leicht zu finden. Möglicherweise spielt die Form des Körpers mit seinen langen Extremitäten und die helikopterartige Flugweise eine Rolle. Tiere, die in der Luft stillstehen können, haben natürlich grössere Gleichgewichtsprobleme um die "pitch"-Achse als schnellfliegende, torpedoförmige Gestalten, die sich in dieser Richtung mehr oder weniger von selbst stabilisieren (WIGGLESWORTH, 1972). Horizontdetektoren in einer Anordnung, wie wir sie bei Ophion finden, könnten die Flugstabilität in der "pitch"-Ebene wesentlich besser garantieren als seitlich blickende Ocellen. Im Falle von Polistes und Paravespula schliesslich, deren drei Ocellensehfelder in 120 Grad - Abständen mehr oder weniger gleichmässig den ganzen Horizontkreis erfassen, müssen wir den Zusammenhang mit den sehr grossen Sehfeldern beachten: Die

realisierte Anordnung kommt mit einem Minimum an Uebelappung aus und ermöglicht eine fast vollständige Erfassung des zur Verfügung stehenden Himmelslichtes.

Gegen die Horizontdetektor-Hypothese spricht keiner der in dieser Arbeit vorgestellten Befunde. Schlecht einzuordnen sind auf den ersten Blick vielleicht die Daten der flugunfähigen Cataglyphis-Arbeiterinnen. Zwar hat diese Art voll flugfähige Männchen, doch wie das Beispiel anderer Ameisen zeigt (CAESAR, 1913) ergibt sich daraus noch nicht die Notwendigkeit, dass auch die Arbeiterinnen voll funktionsfähige Ocellen besitzen müssen. Nun ist aber Cataglyphis eine sehr schnell laufende Ameise. WEHNER (1982) zitiert den Ameisenforscher CORNETZ folgendermassen: "Cet animal ne marche pas, il court." Tatsächlich erreicht Cataglyphis Geschwindigkeiten von bis zu 0,7 m/s und dreht sich mit 4000 Grad/s (WEHNER, 1982). Da sie sich zudem vor allem optisch orientiert, ist sie wahrscheinlich darauf angewiesen, dass das Bild der Umwelt auf ihrer Retina einigermaßen konstant bleibt; d.h. sie muss ihren Kopf im vollen Lauf stabilisieren (DUELLI, 1975). Dabei können durchaus ähnliche Lagekontrollprobleme wie bei fliegenden Insekten auftreten.

Vielleicht lassen sich von dieser Situation bei Cataglyphis Rückschlüsse auf die Verhältnisse bei anderen Insekten ziehen, die zwar nicht fliegen, aber doch zu schneller Fortbewegung fähig sind. Schon LINK (1909) bringt das Vorkommen von Ocellen nicht nur mit dem Flugvermögen, sondern auch mit der schnellen Fortbewegung überhaupt in Zusammenhang.

7 Versuch zur Eingrenzung des adäquaten Reizes

Die Blickrichtung der Gesamtsehfelder und die ausgeprägte UV-Empfindlichkeit aller Ocellen zeigen, dass der gesuchte adäquate Reiz ein Parameter des Himmelslichtes sein dürfte.

Die grossen Sehfelder der Sekundärneuronen (WILSON, 1978a: "räumliche Tiefpassfilter") weisen darauf hin, dass es sich dabei um einen räumlich ausgedehnten Parameter handelt.

Da die Potentialform der Ocellenantworten eher phasisch als tonisch ist, dürfte ihr Auslöser eher in einer Reizänderung als in einem Zustand zu suchen sein.

Da die ganze Struktur der Ocellen unter Opferung anderer Fähigkeiten auf schnelle Signalübermittlung optimiert zu sein scheint (WILSON, 1978a: "zeitliche Hochpassfilter") dürfte es sich um eine schnelle Reizänderung von einer gewissen Dringlichkeit für das Tier handeln - etwa um eine Bewegung.

Da sich "räumlich ausgedehnte Parameter des Himmelslichtes" in der Regel nicht von allein schnell bewegen, müssen wir ein biotisches System einführen, das in Interaktion mit dem Himmelslicht diese Bewegung hervorruft. In Frage kämen zwei Möglichkeiten: Entweder besteht der bewegte, räumlich ausgedehnte Reiz aus einem anderen Tier (Raubfeind oder Geschlechtspartner), das sich vom Hintergrund des Himmels abhebt, oder die "Bewegung" der gesamten optischen Umgebung wird durch eigene Aktivitäten induziert.

Da die Komplexaugen einen Raubfeind oder einen Geschlechtspartner schon auf viel grössere Entfernung wahrnehmen müssten, als die Ocellen, da zudem die Sehfelder der Ocellen nicht primär in Richtungen blicken, aus denen Raubfeinde kommen (oben und hinten, wo Lücken im Sehfeld der Komplexaugen liegen), ist die erste der beiden Möglichkeiten unwahrscheinlich. Zu bedenken ist ferner, dass der Raubfeind, wenn er die 40 Grad - Halbwertsbreite eines Sekundärneurons ausfüllt, bereits zu nah ist.

Da die Raubfeindhypothese unwahrscheinlich ist, bleibt als adäquater Reiz für die Ocellen nur eine selbst induzierte relative Bewegung der gesamten optischen Umgebung. Reaktionen auf die Umgebung zu Navigationszwecken sind im allgemeinen nicht in dem Masse dringlich, dass sie nicht auch von den langsameren Komplexaugen gesteuert werden könnten. Doch kann eine Hilfsfunktion der Ocellen bei solchen Aufgaben nicht ausgeschlossen werden. Insbesondere gilt dies für die Polarisationsmusterorientierung bei niedrigen Lichtintensitäten.

Dringlich sind dagegen die Reaktionen zur Lagekontrolle im Flug oder in einer anderen schnellen Bewegung. Da sich als Referenzgrösse für ein Lagekontrollsystem am besten ein grosses Objekt eignet, das seine Lage relativ zur Erde beibehält, scheint unter den Himmelsparametern vor allem die Horizontlinie in Frage zu kommen.

Neben dem polarisierten Himmelslicht könnte also der Horizont ein adäquater Reiz für die Ocellen sein.

V ZUSAMMENFASSUNG

Mit elektrophysiologischen Methoden wurden Daten über die Potentialformen, die Intensitätscharakteristik, die Spektral- und die Polarisationsempfindlichkeit sowie die Sehfelder der Insektenocellen gesammelt. Dabei lieferte das Elektroretinogramm (ERG) vergleichende Informationen von verschiedenen Arten. Intrazelluläre Ableitungen von Rezeptorzellen (Apis und Cataglyphis) und von Sekundärneuronen (Apis) ermöglichten ein tieferes Verständnis des Ocellensystems zweier ausgesuchter Arten.

1. Die Potentialform ist sowohl beim ERG als auch bei den intrazellulären Ableitungen phasisch-tonisch. Gut ausgeprägt ist ein "on-transient", der als Messgrundlage diente.
2. Bei den Intensitätskennlinien fällt vor allem der Unterschied in der Steilheit zwischen ERG- und Rezeptor-Kurven einerseits (Steigung 0,4) und den Kurven der Sekundärneuronen andererseits (Steigung 1,29) auf. Auch die starke Verschiebung der Kennlinie zu tieferen Intensitäten deutet auf eine massive Signalverstärkung beim Uebergang von den Rezeptoren zu den Sekundärneuronen hin.
3. Die ERG-Daten zur Spektralempfindlichkeit ergeben für die Eintagsfliege Potamanthus ein Empfindlichkeitsmaximum bei 410 nm. Die Dipterenocellen sind hauptsächlich für UV empfindlich, während das Maximum bei Panorpa (Mecoptera) im Bereich um 500 nm liegt. Die 15 untersuchten Arten von Hymenopteren weisen durchwegs Empfindlichkeitsmaxima bei

345 nm und/oder bei 475 nm - 495 nm auf. Eine Korrelation der Spektraldaten mit der Lebensweise der Tiere wird versucht.

4. Intrazelluläre Ableitungen erbringen in der Ocellenretina der Honigbiene den Nachweis für zwei spektrale Rezeptortypen mit Empfindlichkeitsmaxima bei 345 nm bzw. 490 nm. Demgegenüber enthält die Ocellenretina von Cataglyphis nur einen Rezeptortyp mit maximaler Empfindlichkeit bei 340 nm.
5. Die spektrale Empfindlichkeitscharakteristik der Sekundärneuronen bei der Honigbiene ist zweigipflig mit Maxima bei 350 nm und 500 nm. Damit scheinen bei Apis beide Rezeptortypen auf das gleiche Folgeuron verschaltet zu werden.
6. Die Ocellenrezeptoren der Honigbiene zeigen folgende Polarisationsempfindlichkeiten: PS = 4,7 bei den UV-Rezeptoren und PS = 1,7 bei den Blaugrün-Rezeptoren. Die (UV-) Rezeptoren von Cataglyphis zeigen PS - Werte mit einem Mittelwert von 3,1. Die Messwerte zeigen eine grosse Streuung. Mögliche Ursachen dafür werden diskutiert. Die $\bar{\Phi}_{\max}$ - Werte der Rezeptoren sind zufällig orientiert.
7. Die Sekundärneuronen der Biene sind ebenfalls polarisationsempfindlich (PS = 3.7). Mögliche Artefakte im Zusammenhang mit diesem Resultat werden diskutiert. Die $\bar{\Phi}_{\max}$ - Werte sind bei den Sekundärneuronen vorwiegend vertikal orientiert.
8. Die ERG-Sehfelder fast aller untersuchter Arten sind mit

ihren Maxima 10 bis 45 Grad über den Horizont gerichtet. In der Horizontalebene bilden die Sehfelder der Medianocellen mit den Sehfeldern der seitlichen Ocellen in vielen Fällen ungefähr einen rechten Winkel. Die Abweichungen von dieser Regel mit ihren funktionellen Implikationen werden diskutiert. Die Sehfelder einzelner Ocellen zeigen Halbwertsbreiten von 27 bis 130 Grad in der Horizontalebene sowie 23 bis 90 Grad in der Vertikalebene. Die am weitesten ausgedehnten Sehfelder finden sich bei den Vespoidea. Das Gesamtsehfeld aller drei Ocellen in der Horizontalebene wurde bei 12 Insektenarten rekonstruiert.

9. Die Sehfelder der Rezeptoren bei der Honigbiene sind in -----
horizontaler Richtung eingipflig mit einer Halbwertsbreite von 12,3 Grad. In vertikaler Richtung sind sie teils eingipflig mit einer Halbwertsbreite von 10,5 Grad, teils aber zweigipflig mit einer Halbwertsbreite der Einzelgipfel von 12,5 Grad. Die Winkelabstände zwischen diesen Einzelgipfeln betragen 31,9 Grad bei den UV-Rezeptoren und 15,8 Grad bei den Blaugrün-Rezeptoren. Die Sehfelder der Rezeptoren von Cataglyphis sind alle eingipflig mit einer Halbwertsbreite von 20,5 Grad (horizontal) und 10,7 Grad (vertikal). Mögliche artifizielle und natürliche Ursachen für das Zustandekommen zweigipfliger Sehfelder werden diskutiert.
10. Die Sehfelder der Sekundärneuronen haben -----
von 42 Grad (horizontal) und 36 Grad (vertikal). Sie sind in ihrer Form sehr variabel. Die funktionelle Bedeutung dieser Art von Sehfeldern wird diskutiert.

V I L I T E R A T U R

- AEPLI, F.; LABHART, T.; MEYER, E. (1985) Structural specialisations of the cornea and retina at the dorsal rim of the compound eye in hymenopteran insects.
Cell Tissue Res. 239, 19 - 24
- ALFORD, D.V. (1975) Bumblebees. London, Davis-Poynter
- AUTRUM, H.; v.ZWEHL, V. (1964) Die spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen des Bienenauges.
Z.vergl.Physiol. 48, 357 - 384
- BIEGEL, W. (1953) Die Tagesaktivität der Arbeiter eines Nestes von Vespa germanica F.
Mitt.Schweiz.Entomol.Ges. (Bern) 26, 293 - 294
- BLACKITH, R.E. (1958) Visual sensitivity and foraging in social wasps.
Ins.Soc. 5, 159 - 169
- BUTTEL-REEPEN, H.v. (1903) Ueber die Bedeutung der Stirn- und der Seitenaugen bei der Honigbiene.
Bienenwirtsch.Centralbl. 23, 33 - 45
- CAESAR, C.J. (1913) Die Stirn- und Seitenaugen der Ameisen.
Zool.Jb.(Anat.) 35, 161 - 242
- CHAPPELL, R.L.; DEVOE, R.D. (1975) Action spectra and chromatic mechanisms of cells in the median ocelli of dragonflies.
J.Gen.Physiol. 65, 399 - 419

- CHAPPELL, R.L.; DOWLING, J.L. (1972) Neural organisation of the dragonfly. I. Intracellular electrical activity. J.Gen.Physiol. 60, 121 - 147
- CORNETZ, V. (1910) Trajets de Fourmis et Retours au Nid. Institut General Psychologique, Paris
- CORNWELL, P.B. (1955) The functions of the ocelli of Calliphora (Diptera) and Locusta (Orthoptera). J.exp.Biol. 32, 217 - 237
- DARTNALL, H.J.A. (1953) The interpretation of spectral sensitivity curves. Brit.Med.Bull. 9, 24 - 30
- DEMOLL, R.; SCHEURING, L. (1912) Die Bedeutung der Ocellen der Insekten. Zool.Jb.(Zool.) 31, 519 - 628
- DOW, M.A.; EATON, J.L. (1976) Fine structure of the ocellus of the cabbage looper moth (Trichoplusia ni). Cell Tissue Res. 171, 523 - 533
- DUELLI, P. (1975) A fovea for e-vector orientation in the eye of Cataglyphis bicolor (Formicidae, Hymenoptera). J.Comp.Physiol. 102, 43 - 56
- EATON, J.L. (1976) Spectral sensitivity of the ocelli of the adult cabbage looper moth Trichoplusia ni. J.Comp.Physiol. 109, 17 - 24

- EBREY, T.G.; HONIG, B. (1977) New wavelength dependent visual pigment nomograms.
Vision Res. 17, 147 - 151
- EDWARDS, R. (1980) Social wasps - their biology and control.
East Grinstead, (GB), The Rentokil Library
- EHEIM, W.P.; WEHNER, R. (1972) Die Sehfelder der zentralen Ommatidien in den Appositionsaugen von Apis mellifera und Cataglyphis bicolor.
Kybernetik 10, 168 - 179
- GAUL, A.T. (1952) The awaking and diurnal flight activities of vespine wasps.
Proc.Roy.Soc.Ent.Soc.Lond. A27, 33 - 35
- GOGALA, M. (1966) Die Photorezeption bei Troglophilus neglectus
Biol.Vestn. 14, 91 - 96
- GOLDSMITH, T.H. (1973) Photoreception and vision.
In: Comparative Animal Physiology (C.L. PROSSER ed.)
pp. 577 - 632, London, Saunders.
- GOLDSMITH, T.H.; RUCK, P.R. (1958) The spectral sensitivities of the dorsal ocelli of cockroaches and honeybees.
J.Gen.Physiol. 41, 1171 - 1185
- GOLDSMITH, T.H.; WEHNER, R. (1977) Restrictions on rotational and translational diffusion of pigment in the membranes of a rhabdomeric photoreceptor.
J.Gen.Physiol. 70, 453 - 490

- GOODMAN, L.J. (1981) Organisation and physiology of the insect dorsal ocellar system.
In: Handb.Sens.Physiol. VII/6C (H. AUTRUM ed.) pp. 201 - 286
Berlin, Springer
- GOODMAN, L.J.; MOBBS, P.G.; GUY, R.G. (1977) Information processing along the course of a visual interneuron.
Experientia 33, 748 - 750
- GOODMAN, L.J.; MOBBS, P.G.; KIRKHAM, J.B. (1979) The fine structure of the ocelli of Schistocerca gregaria.
Cell Tissue Res. 196, 487 - 510
- GOETZE, G. (1927) Untersuchungen an Hymenopteren über das Vorkommen und die Bedeutung der Stirnagen.
Zool.Jb.(Zool.) 44, 211 - 268
- GOULD, J.L. (1975) Honey bee recruitment: the dance language controversy.
Science 189, 685 - 693
- GUY, R.G.; GOODMAN, L.J.; MOBBS, P.G. (1979) Visual interneurons in the bee brain: synaptic organization and transmission by graded potentials.
J.Comp.Physiol. 134, 253 - 264
- HARDIE, R.C.; FRANCESCHINI, N.; MCINTYRE, P.D. (1979) Electrophysiological analysis of the fly retina.
II. Spectral and polarizational sensitivity in R7 and R8.
J.Comp.Physiol. 133, 23 - 40

- HEINRICH, B. (1979) Bumblebee economics.
Cambridge und London , Harvard University Press
- HESSE, R.; DOFLEIN, F. (1910) Der Tierkörper als selbständiger Organismus.
Leipzig, Berlin, Teubner
- HOMANN, H. (1924) Zum Problem der Ocellenfunktion bei den Insekten.
Z.vergl.Physiol. 1, 541 - 578
- HU, K.G.; REICHERT, H.; STARK, W.S. (1978) Electrophysiological characterisation of Drosophila ocelli.
J.Comp.Physiol. 126, 15 - 24
- KAESTNER, A. (1969) Lehrbuch der speziellen Zoologie.
Stuttgart, Fischer
- KALMUS, H. (1945) Correlations between flight and vision and particularly between wings and ocelli in insects.
Proc.Roy.Ent.Soc.Lond. A20, 84 - 96
- KERFOOT, W.B. (1967) Correlation between ocellar size and the foraging activities of bees.
Amer.Naturalist 101, 65 - 70
- KIRSCHFELD, K.; LUTZ, B. (1977) The spectral sensitivity of the ocelli of Calliphora
Z.Naturforsch. 32c, 439 - 441
- KOLBE, H.J. (1893) Einführung in die Kenntnis der Insekten.
Berlin, Dümmlers Verlagsbuchhandlung

- KONDO, H. (1978) Efferent system of the lateral ocellus in the dragonfly: its relationship with the ocellar afferent units, the compound eyes and the wing sensory system.
J.Comp.Physiol. 125, 341 - 349
- KRAL, K. (1978) Die Orientierung der Rhabdome in den Ocellen der Honigbiene Apis mellifica carnica Pollm. und der Erdwespe Vespa vulgaris L.
Zool.Jb.(Physiol.) 82, 263 - 271
- LABHART, T. (1977) Electrophysiological recordings from the lateral ocelli of Drosophila.
Naturwiss. 64, 99
- LABHART, T. (1978) Electrophysiological investigations on the ocelli of the honeybee.
Experientia 34, 900
- LABHART, T. (1980) Specialized photoreceptors at the dorsal rim of the honeybee's compound eye: Polarisational and angular sensitivity.
J.Comp.Physiol. 141, 19 - 30
- LABHART, T.; HODEL, B.; VALENZUELA, I. (1984) The physiology of the crickets compound eye, with special reference to the anatomically specialized dorsal rim area.
J.Comp.Physiol. A155, 289 - 296
- LALL, A.B.; LORD, E.; TROUTH, C.O. (1979) Spectral sensitivity studies of the visual system in the cricket Gryllus domesticus.
Amer.Zool. 19, 860

- LAUGHLIN, S.B. (1973) Neural integration in the first optic neuropile of dragonflies. I. Signal amplification in dark adapted second order neurons.
J.Comp.Physiol. 84, 335 - 355
- LAUGHLIN, S.B. (1981) Neural principles in the peripheral visual system in invertebrates.
In: Handb.Sens.Physiol. VII/6B (AUTRUM, H. ed.) pp.133 - 280
Berlin, Springer
- LAUGHLIN, S.B.; HORRIDGE, G.A. (1971) Angular sensitivity of retinula-cells of dark adapted worker bees.
J.Comp.Physiol. 74, 329 - 335
- LEWIS, T.; TAYLOR, L.R. (1964) Diurnal periodicity of flight in insects.
Trans.R.Ent.Soc.Lond. 116, 393 - 476
- LINDAUER, M.; SCHRICKER, B. (1963) Ueber die Funktion der Ocellen bei den Dämmerungsflügen der Honigbiene.
Biol.Zbl. 82, 721 - 725
- LINK, E. (1909) Ueber die Stirnagen der hemimetabolen Insekten.
Zool.Jb.(Anat.) 27, 281 - 376
- McCLUSKEY, E.S. (1965) Circadian rhythms in male ants of five diverse species.
Science, 150, 1037 - 1039

- McFARLAND, W.N.; MUNZ, F.W. (1977) The visible spectrum during twilight and its implications to vision.
In: Light as an ecological factor II (G.C. EVANS et al. eds) pp. 249 - 270, Oxford, Blackwell
- MENZEL, R. (1974) Spectral sensitivity of monopolar cells in the bee-lamina.
J.Comp.Physiol. 93, 337 - 346
- MENZEL, R.; BLAKERS, M. (1976) Colour receptors in the bee eye - morphology and spectral sensitivity.
J.Comp.Physiol. 108, 11 - 33
- MILDE, J. (1981) Graded potential and action potentials in the large ocellar interneurons of the bee.
J.Comp.Physiol. 143, 427 - 434
- MILDE, J. (1984) Ocellar interneurons in the honeybee. Structure and signals of L-neurons.
J.Comp.Physiol. A154, 683 - 693
- MIZUNAMI, M.; YAMASHITA, S.; TATEDA, H. (1982) Intracellular stainings of the large ocellar second order neurons in the cockroach.
J.Comp.Physiol. 149, 215 - 219
- MOBBS, P.G.; GUY, R.G.; GOODMAN, L.J.; CHAPPELL, R.L. (1981) Relative spectral sensitivity and reverse Purkinje-shift in identified L-neurons of the ocellar retina.
J.Comp.Physiol. 144, 91 -97

- MOTE, M.I.; WEHNER, R. (1980) Functional characteristics of photoreceptors in the compound eye and ocellus of the desert ant, Cataglyphis bicolor.
J.Comp.Physiol. 137, 63 - 71
- OLDROYD, H. (1964) The natural history of flies.
New York, W.W.Norton
- PAN, K.C.; GOODMAN, L.J. (1977) Ocellar projections within the central nervous system of the worker honeybee.
Cell Tissue Res. 176, 505 - 527
- PAPPAS, L.G.; EATON, J.L. (1977) The internal ocellus of Manduca sexta. ERG and spectral sensitivity.
J.Insect Physiol. 23, 1355 - 1358
- PARRY, D.A. (1947) The function of the insect ocellus.
J.Exp.Biol. 24, 211 - 219
- PATTERSON, J.A.; CHAPPELL, R.L. (1980) Intracellular responses of procion-filled cells and whole nerve cobalt impregnations in the dragonfly median ocellus.
J.Comp.Physiol. 139, 25 - 39
- PATTERSON, J.A.; GOODMAN, L.J. (1974) Intracellular responses of receptor cells and second order cells in the ocelli of the desert locust Schistocerca gregaria.
J.Comp.Physiol. 95, 237 - 250

- PATTERSON, J.A.; GOODMAN, L.J. (1975) Componental analysis of the ocellar electroretinogram of the locust Schistocerca gregaria.
J.Insect Physiol. 21, 287 - 298
- POTTER, N.B. (1964) A study of the biology of the common wasp, Vespula vulgaris L. with special reference to the foraging behaviour.
Ph.D.Thesis, University of Bristol, England
- REAUMUR, R.A.F. de (1741) Memoires pour servir à l'histoire des insectes.
Amsterdam, Mortier
- RUCK, P. (1957) The electrical responses of dorsal ocelli in cockroaches and grasshoppers.
J.Insect Physiol. 1, 109 - 123
- RUCK, P. (1958a) Dark adaptation of the ocellus in Periplaneta americana. A study of the electrical response to illumination.
J.Insect Physiol. 2, 189 - 198
- RUCK, P. (1958b) A comparison of the electrical responses of compound eyes and dorsal ocelli in four insect species.
J.Insect Physiol. 2, 261 - 274
- RUCK, P. (1958c) Post-synaptic giant fiber response in ocellar nerves of dragonflies.
Anat.Res. 132, 499

- RUCK, P. (1961a) Electrophysiology of the insect dorsal ocellus
I. Origin of the components of the electroretinogram.
J.Gen.Physiol. 44, 605 - 627
- RUCK, P. (1961b) Electrophysiology of the insect dorsal ocellus
II. Mechanisms of generation and inhibition of impulses in
the ocellar nerve of dragonflies.
J.Gen.Physiol. 44, 629 - 639
- RUCK, P. (1961c) Electrophysiology of the insect dorsal ocellus
III. Responses to flickering light of the dragonfly ocellus.
J.Gen.Physiol. 44, 641 - 657
- RUCK, P. (1965) The components of the visual system of a dragonfly
J.Gen.Physiol. 49, 289 - 307
- SCHOENEMUND, E. (1930) Eintagsfliegen oder Ephemeroptera.
Die Tierwelt Deutschlands (F. DAHL ed.) 19, Jena, Fischer
- SCHREMMER, F. (1972) Beobachtungen zur Biologie von Apoica pallida (Olivier, 1791) einer neotropischen sozialen Faltenwespe (Hymenoptera, Vespidae).
Ins.Soc. 19, 343 - 357
- SCHRICKE, B. (1965) Die Orientierung der Honigbiene in der Dämmerung, zugleich ein Beitrag zur Frage der Ocellenfunktion bei Bienen.
Z.vergl.Physiol. 49, 420 - 458
- SIMMONS, P. (1980a) A locust wind and ocellar brain neuron.
J.Exp.Biol. 85, 281 - 294

- SIMMONS, P. (1980b) Connections between a movement sensitive interneurone and flight motoneurones of a locust.
J.Exp.Biol. 86, 87 - 97
- SIMMONS, P. (1982) Synaptic transmission between second- and third-order neurones of a locust ocellus.
J.Comp.Physiol. 145, 265 - 276
- SONTAG, C.H. (1971) Spectral sensitivity studies in the visual system of the praying mantis, Tenodera sinensis.
J.Gen.Physiol. 57, 93 - 112
- STANGE, G. (1981) The ocellar component of flight equilibrium control in dragonflies.
J.Comp.Physiol. 141, 335 - 347
- STANGE, G.; HOWARD, J. (1979) An ocellar dorsal light response in a dragonfly.
J.Exp.Biol. 83, 351 - 355
- STUSEK, P.; GOGALA, G. (1971) Spectral sensitivity of the ocellus and the compound eye of the bug Oncopeltus fasciatus.
Biol.Vestn. 19, 103 - 108
- TAYLOR, C.P. (1981) Contribution of compound eyes and ocelli to steering of locusts in flight. I. Behavioural analysis.
J.Exp.Biol. 93, 1 - 18
- TOH, Y.; KUWABARA, M. (1974) Fine structure of the dorsal ocellus of the worker honeybee.
J.Morph. 143, 285 - 306

- TOH, Y.; TOMINAGA, Y.; KUWABARA, M. (1971) The fine structure of the dorsal ocellus of the fleshfly (Boettcherisca peregrina: Diptera, Sarcophagidae).
J.Electron.Microsc. 20, 56 - 65
- UVAROV, B.P. (1966) Grasshoppers and locusts.
Cambridge, Cambridge University Press
- WEHNER, R. (1982) Himmelsnavigation bei Insekten - Neurophysiologie und Verhalten.
Neujahrsbl.Naturforsch.Ges.Zürich 184, 1 - 132
- WEHNER, R.; BERNARD, G.D. (1980) Intracellular optical physiology of the bee's eye. II. Polarizational sensitivity.
J.Comp.Physiol. 137, 205 - 214
- WELLINGTON, W.G. (1974) Bumblebee ocelli and navigation at dark
Science 183, 550 - 551
- WIGGLESWORTH, V.B. (1972) The principles of insect physiology
London, Chapman and Hall
- WILSON, M. (1978a) The functional organisation of the locust ocelli.
J.Comp.Physiol. 124, 297 - 316
- WILSON, M. (1978b) Generation of graded potential signals in the second order cells of the locust ocellus.
J.Comp.Physiol 124, 317 - 331

- WILSON, M. (1978c) The origin and properties of discrete hyperpolarising potentials in the second order cells of locust ocelli.
J.Comp.Physiol. 128, 347 - 358
- WOLSKY, A. (1930) Optische Untersuchungen über die Bedeutung und Funktion der Insektenocellen.
Z.vergl.Physiol. 12, 783 - 787
- WOLSKY, A. (1931) Weitere Beiträge zum Ocellenproblem. Die optischen Verhältnisse der Ocellen der Honigbiene.
Z.vergl.Physiol. 14, 385 - 391
- YAMANE, S. (1971) Daily activities of the founding queens of two Polistes wasps: P. snelleni and P. biglumis, in the solitary stage.
Kontyu (Tokyo) 39, 203 - 217

C U R R I C U L U M V I T A E

GEISER FRANZ XAVER

- 31.7.1952 Geboren in Langenthal als Bürger von Roggliswil
Sohn des Franz und der Rosmarie Geiser-Meyer
- 1959 - 1965 Primarschule in Schwarzenberg, Root und Embrach
- 1965 - 1971 Kantonales Gymnasium Winterthur, Matura Typ B
- 1972 Praktika bei verschiedenen Firmen, Militär
- 1973 - 1978 Zoologiestudium an der Universität Zürich.
Diplomarbeit unter der Leitung von Prof. R. Wehner zum Thema "Vorspiel und Orientierungsflüge der Bienen.", Diplom in Zoologie
- 11.5.1979 Heirat mit Annette (geb. Barkhausen)
- 1979 - 1983 Doktorarbeit unter Leitung von Dr. T. Labhart
und Prof. R. Wehner, zugleich Halbbassistenz am
Zoologischen Institut der Universität Zürich
- ab 1983 Beginn der selbständigen Tätigkeit als Wissenschaftsjournalist

Dozentenverzeichnis (Vorlesungen, Übungen, Praktika)

Akert, K.; Bächli, G.; Bachofen, R.; Batschelet, E.; Biegert, J.; Birnstiel, M.; Briegel, H.; Brun, E.; Burla, H.; Chen, P.S.; Cook, C.D.K.; Deak, J.; Dübendorfer, A.; Eugster, C.H.; Fischer, H.; Hohl, H.-R.; Humbel, R.; Kägi, J.; Kubik, St.; Kubli, E.; Kuhn-Schnyder, E.; Kummer, H.; Nievergelt, B.; Nöthiger, R.; Oswald, H.R.; Rast, D.; Rieber, H.; Tardent, P.; Turner, D.C.; Wagnière, G.; Wanner, G.; Wehner, R.; Weissmann, Ch.; Ziswiler, V.

